



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

Instituto de Investigaciones Biomédicas

**ANÁLISIS DE LAS TRAYECTORIAS DE BÚSQUEDA
DE RECURSOS FORESTALES:
EL CASO DE LA RECOLECCIÓN DE HONGOS EN
SAN ISIDRO BUENSUCESO, TLAXCALA.**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

LUIS PACHECO COBOS

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ROBYN E. HUDSON

MÉXICO, D.F.

ENERO, 2010.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de octubre de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **Doctor en Ciencias** del alumno **PACHECO COBOS LUIS** con número de cuenta **96503935** con la tesis titulada "**ANÁLISIS DE LAS TRAYECTORIAS DE BÚSQUEDA DE RECURSOS FORESTALES: EL CASO DE LA RECOLECCIÓN DE HONGOS EN SAN ISIDRO BUENSUCESO, TLAXCALA**", realizada bajo la dirección de la **DRA. ROBYN ELIZABETH HUDSON**:

Presidente: DR. JAVIER CABALLERO NIETO
Vocal: DR. JOAQUÍN CIFUENTES BLANCO
Vocal: DR. ARTURO ESTRADA TORRES
Vocal: DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ
Secretario: DRA. ROBYN ELIZABETH HUDSON
Suplente: DR. ROBERT ARTHUR BYE BOETTLER
Suplente: DRA. LAURA ROXANA TORRES AVILÉS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 3 de diciembre de 2009.


Dr. Juan Nuñez Farfán
Coordinador del Programa

Agradecimientos

Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Por el apoyo administrativo, técnico y económico, indispensables para el desarrollo del proyecto.

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

Becario # 188635. Y por el financiamiento del trabajo de campo durante 2006 y 2007, a través del “Apoyo integral para la formación de Doctores en Ciencias” # 53095.

Coordinación de Estudios de Posgrado, UNAM.

Por el apoyo económico brindado mediante el “Programa de Fomento a la Titulación”

Miembros del Comité Tutorial

Dra. Robyn E. Hudson, Dr. Javier Caballero Nieto y Dra. Laura Roxana Torres Avilés por su paciencia e interés en obtener de este proyecto pionero, un trabajo de excelente calidad académica.

Miembros del Jurado

Dr. Javier Caballero, Dr. Joaquín Cifuentes, Dr. Arturo Estrada, Dr. Alejandro Casas, Dra. Robyn Hudson, Dr. Robert Bye y Dra. Roxana Torres por su oportuna revisión y constructivos comentarios.

Agradecimientos a título personal

Equipo de trabajo

A mi maestra Robyn Hudson por aventurarse conmigo a realizar este trabajo y guiarme durante el proceso. A mi colega Marcos Rosetti por su contribución al desarrollo del análisis de datos, así como por los momentos lúdicos. A Cecilia Cuatianquiz por su invaluable colaboración durante la captura de datos en campo. A Margarita Martínez por el apoyo logístico. A Carolina Rojas por su apoyo técnico. A todas las personas que, a su manera, contribuyeron con esfuerzo.

Hongueros

A mi amigo Domingo Domínguez y a todos los pobladores de San Isidro Buensuceso, que nos permitieron acompañarlos a recolectar hongos en los bosques del volcán La Malinche.

Micólogos

Adriana Montoya, Alejandro Kong, Arturo Estrada y Joaquín Cifuentes por su amistad, confianza, apoyo logístico y guía a través del mundo de los hongos.

A mi familia

Estrella y el pequeño milagro de verano por colmar de razones y emociones esta vida. ¡Qué la dicha nos acompañe!

Dedicatoria

*A mis padres por su compañía
a lo largo del camino que he elegido.*

Índice

• Resumen	I
• Abstract	II
• Introducción general	1
• Capítulo 1 Establecimiento del método de registro de trayectorias	7
• Capítulo 2 Estrategias de forrajeo de hombres y mujeres que recolectan hongos	21
• Capítulo 3 Simulación de muestreos y estimación de la riqueza y diversidad de hongos	49
• Discusión general	89
• Conclusiones	95
• Literatura general	97

Resumen

En la actualidad, las personas de ámbitos rurales siguen dependiendo de la búsqueda y el manejo de muchos recursos forestales para subsistir. Por ello investigué cómo algunos pobladores de San Isidro Buensuceso, Tlaxcala, buscan hongos silvestres comestibles. Empleé dispositivos con el Sistema de Posicionamiento Global, para registrar trayectorias humanas de búsqueda de recursos forestales. Los registros más confiables los obtuve cuando dichos dispositivos almacenaron la información espacial por intervalos de tiempo (segundos) y no de distancia (metros). Comparé el desempeño de búsqueda de hombres y mujeres, estimando los costos (kilómetros recorridos, altitud desplazada, kilocalorías gastadas) y los beneficios (kilogramos de hongos obtenidos, número de especies recolectadas) de sus búsquedas. Observé que las mujeres buscaron a menor costo y recolectaron más especies que los hombres, aunque ambos sexos obtuvieron beneficios (kilogramos) similares. Identifiqué 27 especies de hongos comestibles. Simulé cuatro tipos de muestreo para los hongos recolectados, y evalué cual de ellos representaba mejor los datos obtenidos durante las trayectorias de búsqueda. Calculé y comparé en cada caso la abundancia, frecuencia, riqueza y diversidad de especies en cada sitio visitado. La simulación más próxima a los registros reales fue aquella que consideró la distribución de los recursos. El método desarrollado podría ser útil para monitorear otros recursos forestales o marinos. Las estrategias de forrajeo observadas en hombres y mujeres concordaron con una hipótesis evolutiva sobre la división del trabajo durante el forrajeo. El esfuerzo de muestreo de algún recurso forestal específico podría reducirse considerando el conocimiento tradicional sobre su distribución espacial.

Abstract

Even in modern times inhabitants of rural areas may still depend on searching for and managing a wide range of forest products for their survival. We therefore investigated how residents of the rural Mexican town of San Isidro Buensuceso, Tlaxcala, search for wild edible mushroom, by registering their pathways using Global Positioning System devices. The most reliable records were obtained when the devices were programmed to store information by time intervals (seconds) rather than by distance (meters). We compared the search performance of men and women by estimating the costs (kilometers traveled, altitude displaced, kilocalories expended) and benefits (kilograms and number of species collected) during searches. Women expended less energy and collected more species than men, although both obtained similar benefits (kilograms). We identified 27 species of edible mushrooms. We then simulated four kinds of sampling procedure for the mushrooms collected and evaluated which of these best corresponded to the data obtained from the actual trajectories. For this, we calculated and compared the abundance, frequency, richness and diversity of the species for each site visited. The simulation best approximating the actual data was that based on the distribution of the resources. In conclusion, the tracking method developed here should be useful for monitoring other forest or marine resources. The differences in search strategy observed for men and women are consistent with an evolutionary hypothesis based on the division of labor during foraging. The effort required to sample forest products could be considerably reduced using traditional knowledge of species' spatial distribution.

Introducción general

Relevancia del estudio

La búsqueda de alimento, en particular, es un proceso biológico esencial para el crecimiento y desarrollo de los animales, los que mediante sencillas o complejas interacciones con el entorno (físico y químico), logran conducirse a través de su ambiente para localizar los recursos alimentarios que requieren. Los movimientos de búsqueda que expresan los organismos varían de acuerdo con sus dietas, formas de locomoción, capacidades sensoriales y habilidades de aprendizaje. Por estas razones, se considera que las conductas evocadas durante el proceso de búsqueda reflejan los mecanismos de decisión que operan en los organismos (Fraenkel & Gunn 1961; Bell 1991; Dukas 1998).

En el caso de la especie humana la subsistencia a través de la caza y la recolección, durante cerca de 100,000 años, ha sido considerada una de las adaptaciones más exitosas y persistentes a lo largo de su historia evolutiva (Lee & Devore 1968; Barkow *et al.* 1992). Sin embargo, en las sociedades industriales, dónde el alimento se produce, transporta y almacena masivamente (Hughes 1993), la expresión de la conducta de búsqueda ya no parece ser vital para la supervivencia. Actualmente, la búsqueda de recursos forestales puede observarse en sociedades agrícolas, dónde las personas dependen del manejo de una gran variedad de plantas, animales y hongos para subsistir. Los usos que se dan a tales recursos varían desde los de tipo alimentario, medicinal o ritual hasta el comercial. Este último llega a ser el principal sostén económico de las familias pobres que habitan áreas rurales en los países poco desarrollados. Considerables ejemplos de sistemas de producción basados en el manejo de recursos forestales alrededor del mundo, se presentan en tres volúmenes publicados por el Centro para la Investigación Forestal Internacional (CIFOR, por sus siglas en inglés, 2004a, 2004b, 2005).

La conducta de búsqueda de recursos forestales en humanos no es un fenómeno que se pueda estudiar sin considerar que la interacción entre la sociedad y su entorno biológico adquiere formas singulares conforme al tiempo y lugar en que ocurre (Caballero *et al.* 1998). El conocimiento previo que se tiene sobre los recursos forestales de interés para el humano, determina en gran medida el éxito o el fracaso en su manejo y obtención. Por ello, durante el proceso de búsqueda, la probabilidad de localizar un recurso aumenta

cuanto más se conoce acerca de los sitios donde éste se ubica, los momentos apropiados para recolectarlo y los riesgos que implica buscarlo (Kacelnik & Bateson 1997; Kaplan 1992). Las culturas indígenas de América, a través de la interacción cotidiana con su entorno han acumulado, a lo largo de miles de años, un vasto cuerpo de conocimientos y creencias que describe las relaciones que guardan los seres vivos entre sí y con su ambiente (*conocimiento ecológico tradicional*), el cual se transmite de generación en generación y permite un manejo sustentable de los recursos (Berkes 1993; Ruddle 1993).

Antecedentes

Para abordar el estudio de la conducta de búsqueda de recursos forestales, la presente investigación se concentró en el caso de la recolección de hongos silvestres comestibles por los miembros de una comunidad de origen Nahuatl, San Isidro Buensuceso, localizada en las faldas del volcán La Malinche, Tlaxcala. La elección tanto del recurso como de la comunidad, entre la amplia gama de recursos forestales manejados por las poblaciones indígenas de México, se basó en tres antecedentes.

La recolección de hongos presenta una excelente oportunidad para estudiar la conducta de búsqueda de alimento (forrajeo) en los humanos, dado que dicha actividad ha persistido a lo largo de miles de años en diferentes culturas alrededor del mundo y en ella participan tanto hombres como mujeres de un amplio rango de edades (Boa 2004). En el altiplano central mexicano, el consumo de hongos por parte de las culturas indígenas es una tradición que data de tiempos prehispánicos. Evidencia actual de ello son los nombres, en lenguas indígenas, con que aun se designan diferentes especies de hongos (Mariaca *et al.* 2001; Moreno-Fuentes 2002; Garibay-Orijel *et al.* 2006; de Ávila 2008). Por su parte, trabajos etnomicológicos realizados en volcán La Malinche revelaron que los pobladores de San Isidro Buensuceso poseen un extenso y valioso conocimiento sobre las especies de hongos comestibles presentes en los bosques que rodean su comunidad (Montoya *et al.* 2003; Montoya 2005).

San Isidro Buensuceso

A pesar de la gran movilidad social observada en la localidad, pues muchos de sus pobladores trabajan en zonas industriales de Tlaxcala o Puebla, las tradiciones locales y familiares se han conservado a través su lengua y festividades religiosas como la de Todos los Santos, la del Santo Patrono San Isidro Labrador y la de la Virgen de

Guadalupe (Romero-Contreras 1998). De acuerdo al censo del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) en 2005 San Isidro Buensuceso contaba con 7,688 habitantes de los cuales el 77% eran bilingües (hablaban Náhuatl y Español). El desarrollo socio-económico es pobre, pocos niños completan su educación secundaria, de las 1,390 viviendas visitadas sólo 857 tenían drenaje, 991 agua potable, y el principal combustible para cocinar era la leña recolectada en los bosques aledaños. Los principales cultivos son el maíz, el frijol y la calabaza. Entre los recursos forestales obtenidos para uso personal o venta dentro de la comunidad están los hongos, las moras, el heno y el palo de escoba (Romero-Malgarejo 2002). Entre las principales especies de hongos recolectadas en los bosques de pino-encino (*Pinus* spp., *Quercus* spp.) u oyamel (*Abies* spp.), están *Gomphus floccosus*, *Clytocibe gibba* y ejemplares de *Boletus* spp. y *Ramaria* spp.

Planteamiento de objetivos y preguntas

Una vez definidos el recurso forestal a localizar y el sitio de estudio, se definió como primer objetivo el establecer un método confiable para registrar las trayectorias humanas de búsqueda. A continuación, dadas las diferentes habilidades espaciales que presentan hombres y mujeres, descritas tanto por psicólogos, antropólogos y ecólogos conductuales, surgió el interés por explorar si la manera en que ambos sexos buscan hongos era diferente. Para ello se registraron las trayectorias de búsqueda de hongos de 42 personas, durante las temporadas de lluvias de 2006 y 2007. Por último, al reconocer el valor ecológico potencial de los registros obtenidos, surgió el interés por simular y comparar diferentes métodos de muestreo para conocer cuál de ellos permitía estimar mejor algunos parámetros ecológicos útiles para la identificación de áreas prioritarias de conservación.

Establecimiento del método de registro de trayectorias

Durante el periodo de lluvias de 2005 se realizaron cinco ensayos para registrar, en espacio y tiempo, el proceso de recolección de hongos. La presentación de los resultados preeliminares (Pacheco-Cobos 2006) en el simposio “La Etnomicología en México, 50 Años Después”, dentro del IX Congreso Nacional de Micología, dio lugar a una invitación para publicarlos en la revista *Micología Aplicada Internacional*. El producto final dio lugar al primer capítulo de la presente tesis, donde se justifica el estudio de las trayectorias de búsqueda así como el empleo del Sistema de Posicionamiento Global

(GPS, por sus siglas en inglés) para registrarlas. Se presentan los resultados obtenidos para cada uno de los tres métodos de registro ensayados y se discute porque uno de éstos se considera óptimo para registrar la búsqueda de hongos de manera precisa. También se elaboró una lista de las especies o los géneros de los hongos recolectados, y se presentó el GPS como una herramienta apropiada para registrar tanto los movimientos de búsqueda como los sitios en que se recolectan hongos comestibles. Por último, se postula el empleo del método desarrollado para estudiar cómo buscan hongos los humanos y cómo se están distribuidos los hongos en la naturaleza.

Estrategias de forrajeo de hombres y mujeres que recolectan hongos

El desarrollo del segundo capítulo fue de gran trascendencia debido a que sentó el primer antecedente para el registro detallado de la conducta de forrajeo en humanos bajo condiciones naturales. El escrito derivado de este esfuerzo fue aceptado para su publicación en la revista *Evolution and Human Behavior*. En dicho capítulo se señalan las diferentes habilidades espaciales y cognitivas que poseen hombres y mujeres para forrajear, y se plantea el registro y análisis de las trayectorias de búsqueda como una herramienta para explorar el *desempeño* de cada sexo en términos de los *costos* invertidos y los *beneficios* obtenidos en sus búsquedas. Los *costos* de la búsqueda se describieron empleando descriptores como la distancia recorrida (km), la velocidad promedio de desplazamiento (km/h), la altitud (m) promedio, el máximo desplazamiento en altitud (m) y el gasto energético (kcal) de cada sujeto. Entre los *beneficios* de la búsqueda se consideraron el número de especies de hongos localizadas, la cantidad recolectada de esporomas de cada especie y el peso (kg) total de las especies recolectadas. El análisis de resultados mostró que los hombres invirtieron más energía en sus búsquedas que las mujeres. La diferencia en el número de especies recolectadas sugirió que los hombres siguieron una estrategia especialista (recolectan menos especies), mientras las mujeres siguieron una estrategia generalista (recolectan más especies).

Simulación de muestreos y estimación de la riqueza y diversidad de hongos

El tercer capítulo, más que una idea preconcebida, surgió al reconocer la relevancia ecológica de la información espacio-temporal obtenida para los hongos recolectados. Dicha información se empleó para simular cuatro tipos de muestreo sobre

las trayectorias de búsqueda registradas. Con el fin de conocer la eficiencia de muestreo de cada simulación se estimó y comparó para cada caso la abundancia, frecuencia, riqueza y diversidad de los hongos muestreados. Para cada simulación se colocó un número determinado de secciones de 250 m de longitud (*traysectos*) sobre las trayectorias de búsqueda, y ahí se registró el número de especies presentes y el correspondiente número de esporomas. Los *traysectos* se colocaron siguiendo cuatro criterios: *Distancia*, *Tiempo*, *Aleatorio* y *Parches*. En relación al área total abarcada por las trayectorias de búsqueda, se encontró que los muestreos simulados bajo los primeros tres criterios cubrieron 23 % del área total, mientras que los muestreos simulados bajo el cuarto criterio sólo cubrieron 17 % del área total. La estimación de riqueza más apegada al muestreo real fue la del muestreo simulado por *Parches*, al contar 24 de 26 especies de hongos recolectadas. En cuanto a la diversidad, todas las simulaciones la estimaron alrededor de una unidad por debajo de la del muestreo real. Creemos que la identificación de parches de hongos a partir del trabajo con personas que conocen dicho recurso, puede ahorrar tiempo y esfuerzo al intentar estimar la riqueza y diversidad de los hongos en zonas específicas del bosque. Dicha información resulta de gran utilidad para plantear programas de manejo de recursos forestales en zonas como la estudiada, donde se ha detectado una acelerada tasa de deforestación en las últimas décadas. Este último capítulo está siendo preparado para su envío a la revista *Biodiversity and Conservation*.

A lo largo de la presente investigación se encontró que el método desarrollado (Capítulo 1), además de ser práctico y de económico financiamiento, resultó efectivo para explorar preguntas de investigación relacionadas con diferentes campos de la ciencia, siendo el caso de la exploración de hipótesis evolutivas relacionadas con la división del trabajo durante el forrajeo (Capítulo 2) y la estimación de variables ecológicas para identificar zonas con potencial para ser conservadas (Capítulo 3). El desarrollo de cada capítulo requirió de la aplicación de conceptos provenientes de las disciplinas involucradas (etnomicología, teoría evolutiva, psicología, teoría del forrajeo óptimo, ecología, manejo de recursos naturales, estadística y manejo informático de los datos recopilados) lo cual añadió a este trabajo un carácter multidisciplinario.

Capítulo 1

Establecimiento del método de registro de trayectorias.





**Mexican Mycological Society
Symposium: Ethnomycology**

A NEW METHOD FOR TRACKING PATHWAYS OF HUMANS SEARCHING FOR WILD, EDIBLE FUNGI

L. PACHECO-COBOS¹, M. ROSETTI² AND R. HUDSON¹

¹ Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Instituto de Investigaciones Biomédicas, Apartado Postal 70228, Ciudad Universitaria 04510, México, D.F. Tel. (52) 55-5622-3828.

E-mails: lpachecobos@yahoo.com , rhudson@biomedicas.unam.mx

² University of Sussex, Centre for Computational Neuroscience and Robotics, Brighton BN1 9QH, U.K.

E-mail: MFRosetti@sussex.ac.uk

Presented in Ensenada, Mexico, October 20, 2006

ABSTRACT

The study of human foraging behavior is relevant for social anthropology and behavioral ecology, because it makes it possible to study directly the relationship between human communities and the forest resources they use and manage. The recording of individual search pathways in the field has improved, in recent years, due to the availability of satellite technologies like the Global Positioning System (GPS). The present study was carried out in a Nahua community in Tlaxcala, Mexico, where wild fungi constitute an important source of food and income. We discuss different methods used to record foraging paths in humans as well as the spatial location of fungi gathered. Likewise, we mention the difficulties and procedures we have found useful in overcoming them. The best recordings were obtained when the GPS device was: 1) Programmed to record geographical position by time rather than distance intervals; 2) Carried by the researcher; and 3) Used to mark the sites in the forest where fungi were collected. Although the sample size explored was small, we believe that the analysis of the paths obtained using this method can provide insights into the decisions that underlie the foraging patterns of humans, as well as the possible relation between these and the spatial distribution of fungi.

Key words: Fungi gathering, fungi spatial distribution, GPS tracking, human foraging behavior, Mexico, Nahua community.

NUEVO MÉTODO PARA SEGUIR RUTAS DE HUMANOS BUSCANDO HONGOS COMESTIBLES SILVESTRES

RESUMEN

El estudio de la conducta de forrajeo en humanos es relevante para la antropología social y la ecología conductual porque permite conocer de manera directa cómo se relacionan comunidades humanas con los recursos forestales que usan y manejan. La obtención de registros individuales de trayectorias de búsqueda en el campo ha sido mejorada en años recientes, gracias a la accesibilidad de tecnologías satelitales como el Sistema de Posicionamiento Global (GPS). La presente investigación se realizó en una comunidad Nahua en Tlaxcala, México, en donde los hongos silvestres constituyen una importante fuente de alimento e ingreso. Se discuten distintos métodos empleados para registrar las trayectorias de forrajeo en humanos y la ubicación espacial de los hongos recolectados. Así mismo, se mencionan las dificultades y los procedimientos que se encontraron útiles para superarlas. Los registros más confiables se obtuvieron cuando el dispositivo GPS fue: 1) Programado para registrar la posición geográfica por intervalos de tiempo en vez de distancia; 2) Llevado por el investigador; y 3) Empleado para marcar los sitios del bosque en los que se recolectaron hongos. Aunque la muestra explorada fue pequeña, creemos que el análisis de las trayectorias obtenidas mediante este método puede contribuir a entender las decisiones que subyacen a los patrones de forrajeo humano, así como las posibles relaciones de estos con la distribución espacial de los hongos.

Palabras clave: Comunidad Nahua, Conducta de forrajeo en humanos, Distribución espacial de hongos, México, Recolección de hongos, Registro de trayectorias con GPS.

INTRODUCTION

Searching behavior is a fundamental activity performed by organisms in order to increase their probability to survive, grow and reproduce by finding food, refuges or mates². Humans are no exception. Every day we can readily observe how we, consciously or unconsciously, search for and find a great variety of items, an ability that surely has its origins in our evolutionary past, including as hunter-gatherers¹².

Global Positioning System (GPS) now makes it possible to study in detail how animals move in relation to their environment. Recent examples of the successful

application of GPS technology in this field include studies of foraging behavior in seabirds^{1,25}, energy optimization in cattle⁶, homing and habitat use in pigeons^{3,21}, and primate social organization in relation to resource distribution¹⁹. In addition, Ryan *et al.*²³ have explored the effects of precision, resolution and sampling rate on recording foraging tracks of African penguins. Humans GPS tracking has been used to analyze subjects' environmental exposure during a day²⁰.

Human foraging has been studied in terms of behavioral ecology¹⁰, subsistence economies²⁶ and in relation to the resources communities manage in their surround-

ings¹¹. Yet, to date there have been few applications of the new satellite-assisted methodologies to the study of actual foraging pathways. To study the paths taken, it is necessary to define two aspects: the resource and the people who search for it. In rural Mexico people search for a variety of forest products, among which wild edible mushrooms are an important source of food and income^{8,16,18,22}. Of the 62 ethnic groups present in Mexico (www.cdi.gob.mx), the “Rarámuris” in the north¹⁷, the “Purépechas” in the west⁴, the “Otomíes” and “Nahuas” in the center¹⁴, as well as the “Zapotecos”⁹, “Ch’oles” and “Chontales”²² in the southeast have been identified as possessing ethnomycological knowledge. Mushroom collection and consumption has a long tradition in these communities and dates from pre-Hispanic times as evidenced by representations of mushrooms in some Codices and stone handcrafts²², and also by the persistence to present day of indigenous fungi names^{13,15}.

In this study it was our aim to explore the feasibility of tracking human foraging behavior using GPS technology. More specifically, our objective was to find a reliable method to obtain spatiotemporal recordings of foraging movements displayed by fungi gatherers. We chose the Nahua community of San Isidro Buensuceso, Tlaxcala, because previous ethnomycological work developed in this region^{14,15,16} has shown that members of this community of both sexes and a wide range of ages (less than 10 years to over 60 years) participate in fungi gathering during the wet season. We present results obtained using GPS technology to track human search pathways and to record where particular species of fungi were gathered. Specifically, we compare the accuracy of three methods of GPS tracking, identifying particular dif-

iculties and suggesting ways to overcome these. We conclude that GPS technology provides a viable means of studying human search pathways in previously unavailable detail.

MATERIALS AND METHODS

The study area. San Isidro Buensuceso, N 19°09'12.5" W 98°06' 28.8", is a Nahua community of about 7,688 inhabitants (www.inegi.org.mx) located at an altitude of 2600 m on the southern slopes of “La Malinche” volcano, a National Park in Tlaxcala, Mexico. The region has a subtropical climate with abundant rain in summer⁷. Previous studies conducted in San Isidro Buensuceso^{14,15} report that at least some residents, of both sexes and most ages, habitually gather fungi in the local forests as well as in areas surrounding the town and in cultivated fields. The forest vegetation includes *Abies religiosa*, *Pinus hartwegii* and *P. montezumae* interspersed with patches of *Alnus jorullensis*, *Salix* spp., *Cupressus* spp., and *Quercus* spp.

Subjects. We arranged with three fungi gatherers (a young man, an adult man and an older woman, 13, 34 and 58 years of age, respectively), five one-day trips to areas where they were accustomed to collect mushrooms. Round-trip transportation from the village to the search site was provided by the researchers, and searching began around 10:00 to 11:00 and finished around 15:00 to 16:00. Fungi gatherers usually do not visit forests alone, and group size varied from 4 to 12 foragers. Once at the search site and just before searching began, the forager for that day was recruited after he or she had consented to be closely followed until the end of the day's search.

Preparation. The day before each trip we adjusted the GPS unit (Garmin GPS V® Personal Navigator) settings to record position (geographical coordinates and altitude) in the internal logger once it was turned on, and the battery level checked (four AA batteries). Just before the start of searching we waited about five minutes after GPS was turned on for contact with the satellites to be established. When all was ready, fungi gathering started and the focus subject was followed at a distance of 2 to 5 m by the same researcher (LPC) on each trip (**Fig. 1**).

Tracking. We tested three different methods of tracking the searchers, among which we varied the person carrying the GPS (researcher or gatherer), the settings of the GPS to record position, and the method of recording the sites where fungi were collected (**Table 1**). A voice recorder was used to register all fungi harvested by giving their common, usually Nahuatl, names (**Table 2**).

First method. Here we tried to record the gatherer's pathway as faithfully as possible by attaching the GPS to the gatherer's basket, once it was turned on and communication with the satellites was established. The

subject (N= 1) was then followed and each time a mushroom was gathered the voice recorder was used to register its name and the time at which it was collected. GPS settings were adjusted to register position every 10 m.

Second method. Here the GPS was carried in a backpack by the researcher, who was then able to monitor and adjust it while following the forager; GPS emits a beep when communication with satellites is lost. Subjects (N= 2) were closely followed and the names of the mushrooms collected were registered by voice, but this time the collection sites were recorded as waypoints in the GPS. Again, GPS settings were adjusted to record position every 10 m.

Third method. Here the GPS was again carried by the researcher in a backpack, gathering events were registered as for the second method, but this time GPS settings were adjusted to record position every 30 s (N= 2 subjects).

Data management. Data logged in the GPS were downloaded to a personal computer using MapSource® software, by means of which two-dimensional representations of trajectories can be obtained immediately. Data from each foraging

Table 1. Summary of the three methods employed.

	First method	Second method	Third method
Date	Sep. 10, 05	Sep. 17, 05 & Sep. 24, 05	Oct. 1, 05 & Oct. 22, 05
GPS			
Recording every	10 m	10 m	30 s
Carried by	Gatherer	Researcher	Researcher
Gathering events	Not recorded in GPS	Recorded in GPS	Recorded in GPS
Voice recorder	Fungi common names, time of gathering and stops	Fungi common names and stops	Fungi common names and stops



Fig. 1. A: One of the principal foraging areas. B: Gatherers having a mid-morning snack. C: Ability to climb steep slopes is one of the skills required for foraging. D: Focus subject being closely followed for GPS recording. E: Woman equipped for foraging. F: A gathering event. G: Cleaning and packaging the collected mushrooms in baskets.

trip were exported from MapSource® to a spread sheet to create a database to facilitate analysis. Three-dimensional representations of trajectories were then obtained using MatLab® software. Fungi patches were defined automatically using the Matlab® k-means algorithm. Databases were cleaned of erroneous data resulting from bad GPS reception caused by biological or geographical barriers (big trees or cliffs). Such data were easily recognizable as obvious outliers. In **Figure 2** we give an example, showing detailed foraging movements in a three-dimensional graph of a search pathway and the places where a gatherer found mushrooms.

We also compare the various measures obtained using the three tracking methods. As measures we have included foraging time, percent of foraging time tracked, number of active logs (files in which position data were saved), GPS recording interval (mean \pm standard deviation), number of unreliable velocity data, distance traveled (GPS estimation), straight distance (estimated distance traveled if walking in a straight line between gatherings), altitude displaced (maximum altitude reached minus starting altitude), number of species gathered and gatherings per minute (**Table 3**).

Species identification. This was performed using Nahuatl names previously reported for the same community and volcanic region^{14,15,16}, and in personal consultation with experts at the Universidad Autónoma de Tlaxcala and the Universidad Nacional Autónoma de Mexico. Since our principal aim was to record human searching behavior, we did not obtain biological samples on these occasions. Although we did not examine, describe or identify fungal species, we are aware of the importance of doing this in the future for analyzing fungi spatial distribution.

RESULTS AND DISCUSSION

Ethnographic description of day trips. Fungi gatherers were met in their village early in the morning (7:00-8:00 h). The leader or the most experienced gatherers decided where to go according to previous visits and the time of season. Once at the selected site, foragers had a small meal, decided which route to follow and agreed on meeting points. When they began the search, the group split with men generally foraging at higher altitudes and women along lower, flatter terrain. While foraging, gatherers called or whistled to one another to monitor their relative positions and to keep together. Gathering events usually occurred throughout the trip (**Fig. 2A**) although subjects interrupted searching for different reasons, principally for cleaning and packing the mushrooms collected; a list of the species gathered during the five trips is given in **Table 2**. Trips lasted about five hours. However, although theoretically the start and end of trips can be obtained from GPS recordings, we recommend confirming these times with voice records to control for possible discrepancies between the time taken to activate or deactivate the GPS and the behavior of the focal gatherer. With regard to the equipment used for foraging, men and women usually carried a basket fastened to their back with a shawl or fine net, in which they carefully placed the mushrooms gathered once they had filled their hand-held bags or buckets. Women wore, notable considering the frequently steep terrain, simple slipper-like shoes or sandals, which they sometimes even took off on pronounced slopes for a better grip. Most women used a 1 to 1.5 m stick to maintain balance while foraging. **Figure 1** shows typical landscapes and foraging behavior. When comparing

the fungi gathering process described here with previous reports^{13,18} we found our description is in accordance with preceding work. However, spatio-temporal recordings of foraging movements have not been obtained until now.

First method. We found attaching the GPS to the forager's basket to be unreli-

Table 2. Common Nahuatl or Spanish names for mushroom species gathered.

Species	Common name
<i>Boletus</i> spp.:	Xotoma
<i>B. pinophilus</i> Pilát & Dermek	
<i>B. atkinsonii</i> Peck	
<i>B. variipes</i> Peck	
<i>Cantharellus cibarius</i> Fr.	Tecosa
<i>Chroogomphus jamaicensis</i> (Murrill) O.K. Mill.	Tlapaltecosa
<i>Clitocybe gibba</i> (Pers.) P. Kumm.	Izquilo
<i>Clitocybe squamulosa</i> (Pers.) Fr.	Totomoch
<i>Gomphus floccosus</i> (Schwein.) Singer	Tlapitzal
<i>Gyromitra infula</i> (Schaeff.) Quéf.	Chilpaxtl
<i>Hebeloma mesophaeum</i> (Pers.) Quéf.	Ocoaxlanacatl
<i>Helvella</i> spp.:	Cuatlil
<i>H. crispa</i> (Scop.) Fr.	
<i>H. lacunosa</i> Afzel.	
<i>Hygrophorus chrysodon</i> (Batsch) Fr.	Xilona
<i>Laccaria trichodermophora</i> G.M. Muell.	Xocoyoli
<i>Lactarius salmonicolor</i> R. Heim & Leclair	Chilnanacatl
<i>Leccinum aurantiacum</i> (Bull.) Gray (considered poisonous by gatherers followed)	Tepexotoma
<i>Lycoperdon perlatum</i> Pers.	Xiteburo
<i>Lyophyllum decastes</i> (Fr.) Singer	Xoletl
<i>Morchella</i> spp.:	Olonanacatl
<i>M. conica</i> Pers.	
<i>M. esculenta</i> (L.) Pers.	
<i>Ramaria</i> spp.:	Xelhuas
<i>R. rubripermanens</i> Marr & D.E. Stuntz	
<i>Ramaria rubrievanescens</i> Marr & D.E. Stuntz	
<i>Ramaria bonii</i> Estrada	
<i>Russula</i> spp.:	Cuatecax
<i>R. delica</i> Fr.	
<i>R. brevipes</i> Peck	
<i>R. romagnesianiana</i> Shaffer	
<i>Tricholoma equestre</i> (L.) P. Kumm.	Cailita (Spanish)

able for tracking. Using this method we obtained the lowest percent of foraging time tracked as well as the highest number of unreliable velocity data (**Table 3**). All velocities greater than 11 km/h were considered unreliable because of the improbability of subjects moving faster than this on steep slopes or while carrying a load of mushrooms that could weigh up to 15 kg. Unreliable data were associated with interruptions in the communication of GPS with satellites and the difficulty of handling GPS while the subject was foraging. Each time the researcher was alerted by the beep GPS emitted when communication with satellites was lost, the forager's search had to be interrupted in order to restore GPS contact with satellites. In addition, using the voice recorder to register the time at which mushrooms were collected proved to be tedious when later these times had to be matched to the forager's trajectory.

Second method. Although similar to the first method, tracking records were better when the researcher carried the GPS. The percent of foraging time tracked was higher and fewer unreliable velocity data were recorded. The intervals of recording position, however, did not accurately reflect the GPS settings since the mean distance between recorded positions was always greater than 10 m and with a high standard deviation (**Table 3**).

Third method. Results using this combination of methodological adjustments convinced us of the suitability of GPS for tracking human foraging behavior. The percent of foraging time tracked was always above 80% and only one unreliable velocity record was obtained. The principal improvement seemed due to adjusting GPS settings to record position every 30 s instead of every 10 m. We believe this represented an easier task for GPS because

Table 3. Comparison of the three methods employed.

	First method	Second method	Third method
Date	Sep. 10, 05	Sep. 17, 05 & Sep. 14, 05	Oct. 1, 05 & Oct. 22, 05
Gatherer tracked	M35	M35	M13
Foraging time [h:min:s]	4:30:46	6:14:02	5:02:43
Foraging time tracked (%)	64.4	68.6	93.8
No. active logs	41	54	6
Recording interval	16.3 ± 16.7 m	14.6 ± 16.1 m	12.8 ± 9.2 m
No. of unreliable velocity data	28	20	7
Distance traveled [km]	6.3	6.4	6.3
Straight distance [km]	5.3	4.8	5.2
Altitude displaced [m]	517.8	406.5	447
No. of species gathered	5	6	7
Gatherings per minute	0.13	0.09	0.16

recording intervals were determined by the internal GPS clock and not by calculations based on the external parameter of distance traveled. The mean recording interval was consistently 30 s. Data obtained with this method were used to analyze in detail one subject's foraging behavior in space and time. A three-dimensional representation of the path followed and the fungi gathered is shown in **Figure 2A**. Also, richness of fungal species for each patch the forager passed through is shown in **Figure 2B**.

Although the sample size employed was small we believe, from these results and work currently in progress, that GPS tracking of human foraging behavior can be successfully conducted using the third method we tested. However, even with this method constant attention needs to be given to maintaining GPS in contact with satellites and in ensuring that fresh batteries are used on each trip. Setting the GPS to record position by time rather than by distance is also recommended. It gives more reliable readings and makes it easier to esti-

mate searchers' velocity, thereby allowing a more detailed understanding of the costs, benefits and efficiency of individuals' foraging behavior. Using GPS to track gatherers in this way was also well accepted by our subjects and we had little difficulty recruiting people willing to be closely followed as they searched across their customary gathering sites. However, such cooperation was probably due in large part to the good relations established by Montoya *et al.*^{14,15,16} during their notable ethnomycological work in the region. Research, currently in progress, is checking the reliability of the methods recommended here by comparing the data obtained by two or more observers independently, tracking the same person at the same time.

The application of GPS outlined here should also be useful for human behavioral ecologists interested in testing hypotheses relating, for example, to optimal foraging theory. Now costs in terms of foraging time, distance traveled, altitude displaced and energy consumed (Kcal) can be direct-

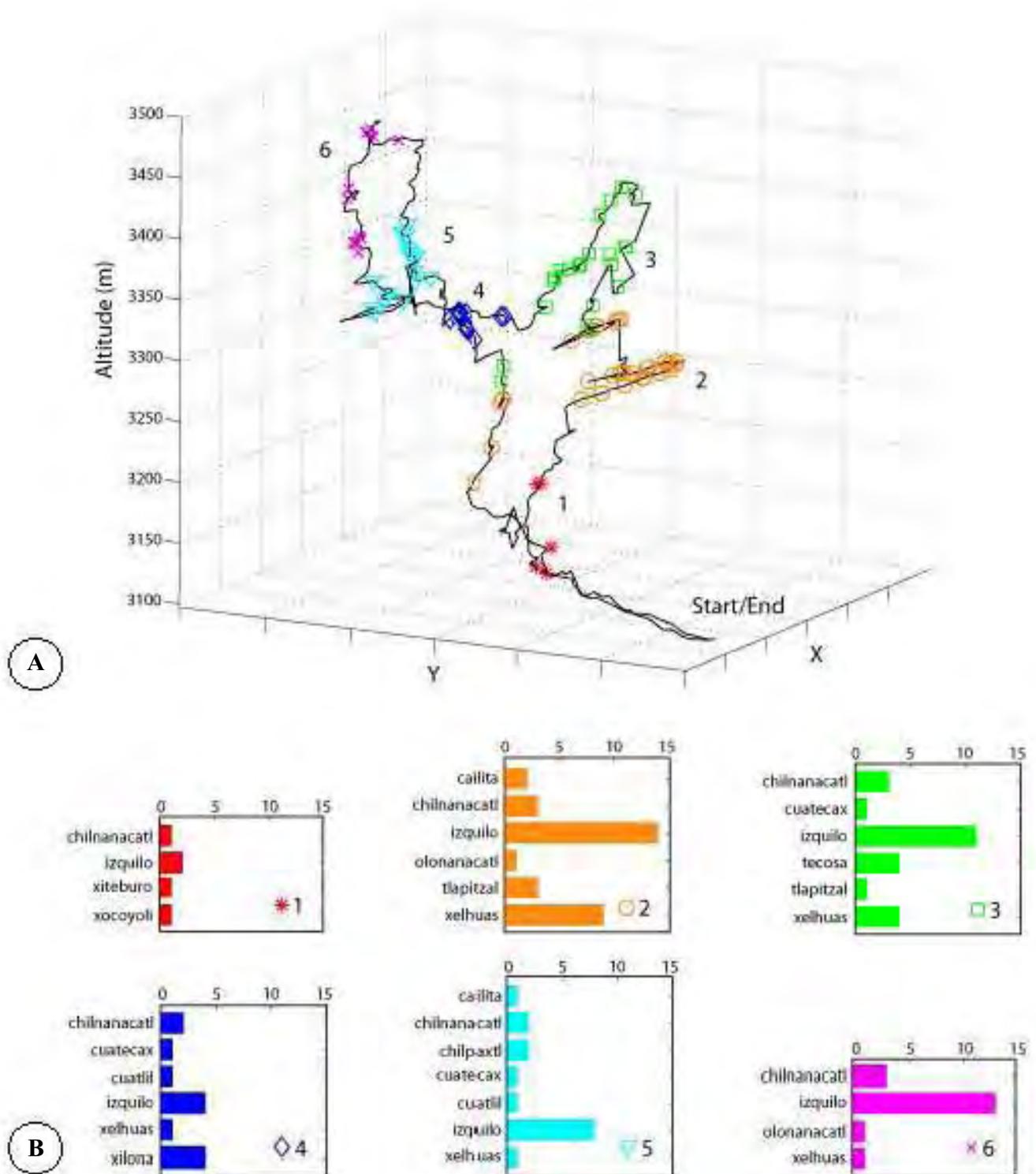


Fig. 2. A: Three-dimensional representation of the path of a mushroom gatherer. Symbols and numbers along the path represent fungi patches visited. B: Frequency with which each mushroom species was found, at each of the patches, along the search path shown above.

ly related to benefits gained in terms of the quantity, quality and diversity of species gathered per time unit and social group (cf. **Table 3**). Indeed, we are presently using the GPS method recommended here, together with inter-observer reliability tests and estimates of energy expenditure, to investigate evolutionary hypotheses concerning differences in behavior and performance of men and women while foraging.

Information on pathways traced by humans when searching for fungi should contribute to an understanding of the distribution of fungi in a manner different but complementary to the more traditional use of quadrants and transects^{5,9,24}. Specifically, way-points registered for fungal species during GPS tracking can be plotted in space and time and compared with other biologically relevant variables such as climate, vegetation and soil type. Traditional gatherers of fungi such as the residents of San Isidro Buensuceso followed here are professionals; they are the recipients of extensive cultural knowledge regarding fungal biology, they have many years experience in searching for fungi, and they are motivated by the fact that wild edible fungi represent a significant natural resource.

In conclusion, we suggest that: 1) GPS technology provides a new and viable method for studying how humans search for natural resources such as fungi, 2) such information should provide new insights into the biological basis of our behavior as evolutionarily successful searchers and gatherers, and 3) such expertise, technical and human, can be used to better map and understand the distribution of edible and economically significant fungal resources in nature.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank CONACyT (grants 188635, 53095, 187302/204543) and Posgrado de Ciencias Biológicas (UNAM) for financial support; Dr. Margarita Martínez-Gómez, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta (CTBC), Universidad Autónoma de Tlaxcala (UAT) for logistical support; Dr. Adriana Montoya-Esquivel, M.C. Alejandro Kong Luz, and Dr. Arturo Estrada-Torres, Centro de Investigaciones en Ciencias Biológicas (CICB/UAT), and Dr. Joaquín Cifuentes Blanco, Herbario FCME, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), for their valuable assistance in species identification; and Domingo Domínguez, San Isidro Buensuceso, Tlaxcala, for his friendly advice and guidance through the community. We also thank Cecilia Cuatianquiz (CTBC/UAT) for photographs B, D and G in Fig. 1.

LITERATURE CITED

1. Awkerman, J. A., A. Fukuda, H. Higuchi and D. J. Anderson. 2005. Foraging activity and sub-mesoscale habitat use of waved albatrosses *Phoebastria irrorata* during chick-brooding period. *Marine Ecology Progress Series* 291: 289-300.
2. Bell, W. J. 1991. *Searching Behavior: the Behavioral Ecology of Finding Resources*. Chapman and Hall, London. 358 pp.
3. Biro, D., T. Guilford, G. Dell'Omo and H.-P. Lipp. 2002. How the viewing of familiar landscapes prior to release allows pigeons to home faster: evidence from GPS tracking. *The Journal of Experimental Biology* 205: 3833-3844.
4. Caballero, J. and S. C. Mapes. 1985. Gathering and subsistence patterns among the Purepecha indians of Mexico. *Journal of Ethnobiology* 5: 31-47.
5. Cannon, P. F. 1997. Strategies for rapid assessment of fungal diversity. *Biodiversity and Conservation* 6: 669-680.
6. Ganskopp, D., R. Cruz and D. E. Johnson. 2000. Least-effort pathways?: a GIS analysis of livestock trails in rugged terrain. *Applied Animal Behaviour Science* 68: 179-190.
7. García, M. E. 1986. *Apuntes de Climatología*. 5th ed. By García M. E., Mexico D.F. 155 pp.
8. Garibay-Orijel, R., J. Cifuentes, A. Estrada-Torres and J. Caballero. 2006. People using macro-fungal diversity in Oaxaca, Mexico. *Fungal Diversity* 21: 41-67.

9. Garibay-Orijel, R. 2006. Análisis de la relación entre la disponibilidad del recurso fúngico y la importancia cultural de los hongos de Ixtlán, Oaxaca. Doctorate thesis, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Facultad de Ciencias, México, D.F.
10. Hawkes, K., J. F. O'Connell and L. Rogers. 1997. The behavioral ecology of modern hunter-gatherers, and human evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 29-32.
11. Ladio, A. and M. Lozada. 2003. Comparison of wild edible plant diversity and foraging strategies in two aboriginal communities of northwestern Patagonia. *Biodiversity and Conservation* 12: 937-951.
12. Lee, R. B. and I. Devore. 1968. Problems in the study of hunters and gatherers; Chapter 1. Pp. 3-12. *In: Man the Hunter*. Eds. R. B. Lee and I. Devore. Aldine Publishing Company, Chicago.
13. Mariaca-Méndez, M. R., L. C. Silva-Pérez and C. A. Castaños-Montes. 2001. Proceso de recolección y comercialización de hongos comestibles silvestres en el Valle de Toluca, México. *Ciencia Ergo Sum* 8: 31-40.
14. Montoya, A., A. Estrada-Torres and J. Caballero. 2002. Comparative ethnomycological survey of three localities from La Malinche volcano, Mexico. *Journal of Ethnobiology* 22: 103-131.
15. Montoya, A., O. Hernández-Totomoch, A. Estrada-Torres and A. Kong. 2003. Traditional knowledge about mushrooms in a Nahua community in the state of Tlaxcala, México. *Mycologia* 95: 793-806.
16. Montoya, A., A. Kong, A. Estrada-Torres, J. Cifuentes and J. Caballero. 2004. Useful wild fungi of La Malinche National Park, México. *Fungal Diversity* 17: 115-143.
17. Moreno-Fuentes, A. 2002. Estudio etnomicológico comparativo entre comunidades Rarámuris de la alta Tarahumara, en el estado de Chihuahua. Doctorate thesis, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Facultad de Ciencias, México, D.F.
18. Pellicer-González, E., D. Martínez-Carrera, M. Sánchez, M. Aliphath and A. Estrada-Torres. 2002. Rural management and marketing of wild edible mushrooms in Mexico. Pp. 433-443. *In: Proceedings of the IV International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products*. Eds. J. E. Sánchez, G. Huerta and E. Montiel. Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM), Cuernavaca, Mexico.
19. Phillips, K. A., C. R. Elvey and C. L. Abercrombie. 1998. Applying GPS to the study of primate ecology: a useful tool? *American Journal of Primatology* 46: 167-172.
20. Phillips, M. L., T. A. Hall, N. A. Esmen, R. Lynch and D. L. Johnson. 2001. Use of global positioning system technology to track subject's location during environmental exposure sampling. *Journal of Exposure Analysis and Environmental Epidemiology* 11: 207-215.
21. Rose, E., P. Nagel and D. Haag-Wackernagel. 2006. Spatio-temporal use of the urban habitat by feral pigeons (*Columba livia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 242-254.
22. Ruán-Soto, F., R. Garibay-Orijel and J. Cifuentes. 2006. Process and dynamics of traditional selling wild edible mushrooms in tropical Mexico. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 2: 3 (doi: 10.1186/1746-4269-2-3).
23. Ryan, P. G., S. L. Petersen, G. Peters and D. Grémillet. 2004. GPS tracking a marine predator: the effects of precision, resolution and sampling rate on foraging tracks of African Penguins. *Marine Biology* 145: 215-223.
24. Schmit, J. P., J. F. Murphy and G. M. Mueller. 1999. Macrofungal diversity of a temperate oak forest: a test of species richness estimators. *Canadian Journal of Botany* 77: 1014-1027.
25. Weimerskirch, H., M. Le Corre, Y. Ropert-Coudert, A. Kato and F. Marsac. 2005. The three-dimensional flight of red-footed boobies: adaptations to foraging in a tropical environment? *Proceedings of the Royal Society B* 272: 53-61.
26. Winterhalder, B. 2001. The behavioural ecology of hunter-gatherers; Chapter 2. Pp. 12-38. *In: Hunter-Gatherers: an Interdisciplinary Perspective*. Eds. C. Panter-Brick, R. H. Layton and P. Rowley-Conwy. Cambridge University Press, Cambridge.

Capítulo 2

Estrategias de forrajeo de hombres y mujeres que recolectan hongos.



Sex differences in mushroom gathering: men expend more energy to obtain equivalent benefits.

LUIS PACHECO-COBOS^{a*}, MARCOS ROSETTI^b,
CECILIA CUATIANQUIZ^c, ROBYN HUDSON^{a*}

^a*Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México.*

^b*Centre for Computational Neuroscience and Robotics, University of Sussex, Brighton, UK.*

^c*Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, México.*

Running headline: Human foraging performance

*Corresponding authors: Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, AP 70228, CP 04510, Distrito Federal, México.

E-mail: lpachecobos@yahoo.com; rhudson@biomedicas.unam.mx

Word count: 6,005

Abstract

Some of the strongest evidence for sex differences in human cognition relate to spatial abilities, with men traditionally reported to outperform women. Recently, however such differences have been shown to be task dependent. Supporting the argument that the critical factor selecting for sex differences in spatial abilities during human evolution is likely to have been the division of labor during the Pleistocene, evidence is accumulating that women excel on tasks appropriate to gathering immobile plant resources, while men excel on tasks appropriate to hunting mobile, unpredictable prey. Most research, with the exception of some recent experimental field studies, has been conducted in the laboratory, with little information available on how men and women actually forage under natural conditions. In a first study we GPS-tracked the foraging pathways of 21 pairs of men and women from an indigenous Mexican community searching for mushrooms in a natural environment. Measures of costs, benefits and general search efficiency were analyzed and related to differences between the two sexes in foraging patterns. Although men and women collected similar quantities of mushrooms, men did so at significantly higher cost. They traveled further, to greater altitudes, and had higher mean heart rates and energy expenditure (kcal). They also collected fewer species and visited fewer collection sites. These findings are consistent with arguments in the literature that differences in spatial ability between the sexes are domain-dependent, with women performing better and more readily adopting search strategies appropriate to a gathering life-style than men.

Keywords: Sex differences; Human foraging behavior; Mushroom gathering; GPS tracking; Nahuas, Mexico.

1. Introduction

Psychologists and evolutionary biologists have long been interested in possible sex differences in human behavior and cognition. A notable example is the extensive research showing a male advantage on tasks of spatial ability, including three-dimensional mental rotation, wayfinding, route learning, foraging, navigation strategies and geographical knowledge (Brandner, 2007; Choi & Silverman, 2003; Dabbs, Chang, Strong, & Milun, 1998; Ecuier-Dab & Robert, 2004; Kimura, 1999; Moffat, Hampson, & Hatzipantelis, 1998; Silverman, Choi, Mackewn, Fisher, Moro, & Olshansky, 2000; Silverman, Choi, & Peters, 2007; Voyer, Voyer, & Bryden, 1995). As has been pointed out by Silverman and colleagues, however (Silverman & Eals, 1992; Silverman et al., 2000, 2007), these differences have been typically described in linear terms, with males occupying a higher place on the scale of general spatial abilities. In contrast, these investigators argue that differences between the sexes may be more accurately represented in terms of qualitative rather than quantitative differences in abilities (see also reviews in Jones, Braithwaite, & Healy, 2003; Panter-Brick, 2002; Sherry & Hampson, 1997). Grounding their research in evolutionary theory, they argue that a critical factor in selection for human spatial sex differences was the division of labor during the Pleistocene, whereby males functioned primarily as hunters of mobile prey and females as gatherers of immobile plant foods. Consequently, whereas spatial abilities associated with hunting were likely selected for in males, spatial abilities related to gathering were likely selected for in females. A number of studies (summarized in New, Krasnow, Truxaw, & Gaulin, 2007; Silverman et al., 2007) now provide considerable evidence for men performing better on tasks thought to reflect an orientation strategy appropriate to hunting, and women performing better on tasks thought to reflect a landmark strategy appropriate to gathering.

A difficulty, however, with research on sex differences in spatial ability, including explanations based on evolutionary theory, is that testing is usually carried out in the laboratory using pencil and paper tests. Although these have provided results generally favoring men on tasks thought to reflect navigational skills, and favoring women on tasks thought to reflect foraging skills (Dabbs et al., 1998; Silverman et al., 2007), such tasks have been criticized on the grounds that they do not adequately represent the demands of moving through space. An innovative attempt to overcome such limitations has been the use of virtual mazes, where subjects can navigate under conditions corresponding more closely to real life. This method has been used to study human spatial abilities in searching

for locations, finding novel paths, and estimating the distance between places visited (Gillner & Mallot, 1998), and indeed Moffat et al. (1998) found that men were quicker to solve such mazes and showed better spatial memory than women. In addition, in two, more naturalistic studies, Silverman et al. (2000) working in a small wood found that men performed better than women on various measures of wayfinding when navigating through unfamiliar territory, while New and collaborators (New et al., 2007), using a local farmers' market as an experimental setting found that women were more accurate in pointing to newly learned food locations than men.

Nevertheless, while these studies provide growing evidence for domain-specific differences in spatial abilities between the sexes, ultimately evolutionary hypotheses regarding such differences need to be tested under natural foraging or hunting conditions. Although following subjects through natural environments such as forests, jungles, deserts or across the sea is not a trivial task, the recent availability of technologies such as the Global Positioning System (GPS) has made this much easier by making it possible to record and store detailed spatio-temporal information on subjects' pathways across considerable periods of tracking time. It was therefore our aim in the present study to compare the foraging performance of men and women of an indigenous Mexican community while searching for mushrooms under everyday conditions, by tracking their pathways using GPS, estimating energetic costs by biotelemetry, and recording resources collected. Since foraging for mushrooms is a common activity in many parts of the world, even in modern industrialized societies, it has considerable potential for future cross-cultural comparisons. It is also carried out by a wide range of age groups, and most importantly for the present study, by both sexes (Boa, 2004; Christensen, Bhattarai, Devkota, & Larsen, 2008; van Dijk, Onguene, & Kuyper, 2003; Zent, Zent, & Iturriaga, 2004). We chose the small rural town of San Isidro Buensuceso, a community in central Mexico with a history of mushroom collecting from prehispanic times. Even today a considerable number of townspeople gather fungi during the rainy season on an occasional or full-time basis for food or for sale, ensuring strong motivation during searching (Montoya, Hernández-Totomoch, Estrada-Torres, Kong, & Caballero, 2003; Montoya, Kong, Estrada-Torres, Cifuentes, & Caballero, 2004).

We hypothesized that men and women would differ in their foraging performance in ways consistent with theories based on the evolution of gender differences in spatial abilities and the use of space. Specifically, we predicted that men would travel longer distances and climb higher than women, consistent with a greater tendency to explore and

find new places for collecting or hunting (male foraging hypothesis). For these reasons and because of a higher basal metabolic rate (Henry, 2005), we also predicted that men would invest more energy (kcal) in their search than women. On the other hand we predicted that women would gather more species and fruiting bodies, and would visit more collection sites and so obtain a greater weight of fungi than men, consistent with superior skills in searching for immobile resources and memorizing object location (female foraging hypothesis) (reviewed in New et al., 2007; Silverman et al., 2007).

2. Methods

2.1. Study site and population

We collected data from residents of the rural Mexican town of San Isidro Buensuceso (19°09'12.5" N, 98°06' 28.8" W, 2600 m asl, located in the southeast of the central Mexican state of Tlaxcala) during the 2006 and 2007 rainy seasons (late May to late September) when fungi were available in the local forests. The climate in this volcanic region is characterized as temperate semi-humid below 3000 m asl with an annual temperature of 12 to 18 °C, and as semi-cold from 3000 to 4000 m asl with an annual temperature of 5 to 12 °C. Rainfall is mainly in summer, with annual amounts from 600 to 1200 mm (Villers, Rojas, & Tenorio, 2006). The recordings of meteorological station 766830 (19°18'36.0" N, 98°13'48.0" W, 2248 m asl) showed that mean daily temperature and rainfall were 17.3 °C, SD 1.47 and 4.2 mm, SD 7.29, respectively, during the two rainy seasons of this study. Native vegetation is mixed forest in which, depending on altitude, a combination of *Quercus*, *Pinus*, *Alnus*, *Abies*, *Arbutus*, *Salix* and *Buddleia* species predominate (Villers et al., 2006).

San Isidro Buensuceso (SIB) is a community of Nahuatl origin, and according to the latest census (INEGI, 2005), it has a population of 7,688 of whom 77% speak Nahuatl as well as Spanish. Although population growth and industrial development have led to an increasing number of residents working in neighboring commercial centers, many local traditions including family and religious festivals, are still strongly preserved (Romero-Contreras, 1998). Few children complete secondary education, and according to a recent report (INEGI, 2005), of the 1,390 households surveyed only 857 had sewerage, 991 running water, and firewood collected from the surrounding forest was the principle fuel for cooking. The main cultivated crops are maize, beans and pumpkin, and non-timber forest

products such as edible fungi, berries, hay, and twigs for brooms are collected for personal use and for trading, usually within the local community (Romero-Melgarejo, 2002).

2.2. Subjects and general procedure

All subjects, 21 men and 21 women (details in supplementary material), were unpaid adult volunteers, most had lived all their lives in SIB, regularly gathered fungi, and were of similar mean age (men 38.7 years, SD 13.5; women 41.3 years, SD 12.2; $t_{20} = 1.1$, $p = 0.28$). They were recruited with the help of previous subjects or by describing the project to potential participants waiting at the town bus station. We explained our interest in obtaining information on fungi gathering by following experienced collectors during their everyday searches, but without mentioning our aim to compare the performance of men and women. Foraging groups varied in size from 2 to 12 gatherers, with a slightly greater number of men. Children aged from 8 to 10 years also occasionally participated. We provided transport for all members of the foraging parties from SIB to the foraging sites. Foragers normally reached these together in commercial minibuses or hired trucks, and then walked the remaining distance. Thus, providing transport did not interfere with their normal pattern of foraging behavior.

On each of 21 trips a man and a woman were followed independently at a distance of approximately 2 to 5 m by the same two researchers, a young man (LPC, 12 men and 9 women) and a young woman (CC, 9 men and 12 women) who alternated the sex of the subject they followed to control for possible effects of the follower's gender on subjects' behavior. On three additional trips both researchers followed the same subject simultaneously, a man in 2006 and a man and a woman in 2007, to check the consistency of data collection (see 2.6). While tracking, the followers avoided all communication with each other and avoided any behavior that might have distracted subjects from their search.

Additional information about the age at which subjects had started collecting mushrooms (~10 years), personal preferences, and the current market value for different species was obtained from subjects in unstructured interviews carried out during the study. Previous work and relationships established with the community by ethnomycologists (Montoya, Estrada-Torres, & Caballero, 2002; Montoya et al., 2003, 2004) from the University of Tlaxcala (Universidad Autónoma de Tlaxcala; UAT) facilitated recruitment and agreement by subjects to be followed.

2.3. Foraging sites

We obtained data from visits to seven different sites (details in supplementary material), most above 3000 m asl. While two of these were in relatively flat, open forest, the three most visited sites were on the steep, forested, gully-carved and physically demanding slopes of the extinct volcano La Malinche (Matlalcuéyatl, “the one with the blue skirts” in Nahuatl; Fig. 1). The remaining sites were of middle difficulty to traverse. Although paths at the sites were visible as faint trails, subjects often left these to search in the generally light underbrush. When walking close to physical barriers such as large trees, thick vegetation or hillsides, GPS recordings were often interrupted due to lost communication with satellites.

----- Figure 1-----

2.4. Behavioral, physiological and mycological measures

To track subjects' search paths, each researcher carried a GPS (Garmin GPS V® Personal Navigator) set to record geographical position every 30 s. Pilot observations had shown this setting to give reliable recordings, and the need for the followers rather than subjects to carry the device so as to monitor signal reception and to make adjustments accordingly (Pacheco-Cobos, Rosetti, & Hudson, 2009). First, raw foraging pathways were obtained by downloading geographical positions (UTM coordinate system) and altitudes (m asl) from the GPS devices to MapSource® software, which automatically superimposed the data on topographic maps of the foraging sites (see 2.5). To superimpose on the pathways the locations where mushrooms were found, followers entered each collection site as a waypoint on the GPS devices. Using a voice recorder and written notes, each follower also registered the corresponding waypoint number, species of fungi and number of fruiting bodies collected. Since fungi's principal body (mycelium) can cover extensive areas beneath the soil surface, we considered as single collection sites the locations where fruiting bodies of the same species were present within a radius of approximately 2 m. Thus, one or more fruiting bodies could be associated with one collection site. The voice recorder was also used to register the time of gathering when the GPS signal was lost.

Searchers first placed collected fungi into hand-held plastic bags or buckets, and when a good amount had been gathered they stopped to clean and pack them in wicker baskets carried on their backs (Fig. 1). At each stop, we weighed each subject's cleaned

fungi before they were packed in the basket. In this way we recorded only the weight of fungi collected by the person being followed even though other members of the group, particularly children, sometimes contributed to the contents of subjects' baskets (see 3.2 *Costs*).

At the end of trips the total cleaned weight of fungi collected by each subject was calculated, and the value estimated according to the current market price per kilogram, using one price for all species. We were unable to record separately the weight of each species collected in order to obtain a more exact estimate of the value of collections without unduly disturbing searchers' behavior.

To estimate the physical cost of subjects' search effort in kilocalories (kcal), during 2007 followers also wore a pair of electrodes strapped to their chest together with a heart rate monitor strapped to their wrist (Polar F4™), the latter adjusted to the forager's approximate weight, height, age and sex (Henry, 2005; Keytel, Goedecke, Noakes, Hiloskorpi, Laukkanen, van der Merwe, & Lambert, 2005). A total of 13 man-woman pairs were monitored for heart rate. Researchers wore this device and not the subjects followed because of the reluctance of some gatherers to wear it and to avoid interfering with their behavior. The voice recorder was used to register mean heart rate and total energy expended as read from the heart rate monitor at the end of the trips.

Identification of the 26 species of fungi gathered by subjects was confirmed by experts at the local university (UAT). Although personal preferences for different species exist, some species were particularly appreciated for their flavor, smell or ease of preparation and cooking (*Gomphus floccosus*, *Clitocybe gibba*, *Boletus* spp, *Ramaria* spp).

2.5. Data base, data treatment and analysis

We collected data for 170 hours of observation of the 21 pairs of men and women on foraging trips lasting mean 4.1 h, SD 0.8. The GPS devices recorded geographical positions without interruption for mean 96.5 %, SD 3.5 and 94.4 %, SD 6.4 of steps for men and women, respectively. Recordings from the GPS, the voice recorder and the heart rate monitor were entered in Excel© files, and a data base created using Matlab 7.0© software, which we also used for the statistical tests. For the analysis, parameters were divided into *Costs* and *Benefits*.

Costs: distance traveled, mean velocity and mean altitude reached, altitude displacement, and for subjects followed in 2007, mean heart rate and energy expenditure (kcal). To calculate the distance traveled, GPS data from raw pathways were first cleaned

of unreliable records resulting from loss of satellite contact. Then consecutive position records (30 s intervals) were used to calculate the distance of each subject's steps by triangulation, as well as the total distance traveled by summing all step distances. Altitude displacement was calculated by subtracting the minimum from the maximum altitude reached. Fluctuations in GPS resolution sometimes produced position and altitude recordings that lay outside the normal range of displacement values. Records giving distance intervals greater than 60 meters and altitude changes greater than 30 meters were considered outliers, since such values implied foragers moving faster than 7 km / h or 3.5 km / h when walking on flat or steep terrain, respectively. Individual outlier records were replaced by averaging the previous and next recording, which resulted in apparently reasonable approximations, smoothing the path and altitude plots (Fig. 2).

----- Figure 2 -----

Benefits: number of species gathered as identified at least to the genus level, number of fruiting bodies collected for each species, number of collection sites visited per hour, cleaned weight (kg) of fungi collected, and estimated potential income according to local market value (\$3 US per kg). Missing fungi-location data due to loss of GPS signal were placed, according to the time of gathering, between the previous and the next path recordings.

Data not conforming to a normal distribution (Lilliefors test) and all ordinal scale data were analyzed using non-parametric statistics. To compare the *costs* incurred by the men and women followed, we used matched pair *t* tests for distance traveled and altitude displacement, and Wilcoxon signed-rank tests for mean velocity, mean altitude, heart rate and energy expenditure. To compare the *benefits* obtained by men and women, we used Wilcoxon signed-rank tests for number of species and fruiting bodies collected, and matched pair *t* tests for collection sites visited per hour and the weight of fungi collected. Because hypotheses were directional, tests were one-tailed and we took $p \leq 0.05$ as the level of significance.

2.6. Interobserver reliability

We used correlations to test the linear relationship between pairs of data sets recorded by the GPS devices and by the followers during the three interobserver trips

(Martin & Bateson, 1993). Between-device recordings for latitude and longitude agreed almost perfectly (Pearson correlation coefficient: $r = 0.98$, SD 0.02 and 0.99 , SD 0.01, respectively), but altitude recordings ($r = 0.87$, SD 0.18), species collected (Spearman correlation coefficient: $r_s = 0.76$, SD 0.26), and number of fruiting bodies ($r_s = 0.59$, SD 0.23) somewhat less so. The low correspondence for the number of fruiting bodies collected was due to the difficulty of counting these when behind the forager.

Finally, concerned that an asymmetry in the sex of the followers compared to the sex of the searchers might have biased the results (a man following 12 men and 9 women, and a woman following 9 women and 12 men), we recalculated all data for an entirely balanced sample of 18 trips for which the male and female researchers followed 9 men and 9 women each. Significant differences between the sexes were still obtained for all the variables reported below in Table 1 (randomly removed pairs and an additional table for the 18 pairs of subjects sampled are shown in supplementary material).

3. Results

3.1. A typical foraging day

Trips began with an early morning meeting at the house of one of the foragers where, if not yet decided, the site to be visited was chosen according to trips during the previous week. The group left the village around 07:00 hrs carrying their food supplies, and wicker baskets, buckets and plastic bags for collecting the fungi. Once at the site, they breakfasted together and informally agreed on the day's search. This included deciding on meeting points along a broadly agreed route and dividing the group into pairs or sub-groups who searched in close proximity.

During the search foragers spread out so that they were at least 15 to 50 m apart and often out of sight of each other in the forest scrub. They maintained contact, however, by calling or whistling throughout the search, and so as to return to the starting point at about the same time. These precautions were taken to avoid people becoming lost in the often steep, trackless and dangerous terrain, and in case of injury. Although searchers sometimes fell, no injuries occurred during the trips recorded, and on the few occasions when searchers lost their way, they soon recovered their bearings by calling to other members of the group. At the end of the day's search, gatherers met again and

commented on their experiences to the researchers while finishing cleaning mushrooms and waiting for the rest of group. By 17:00 hrs gatherers had returned home ready to sell their mushrooms to regular customers.

3.2. Foraging efficiency

Costs: As predicted, men traveled significantly longer distances than women ($t_{20} = 1.8$, $p = 0.04$), but without a significant difference in mean velocity ($T = 100$, $N = 21$, $p = 0.29$) (Table 1). They also reached on average higher mean altitudes and showed greater altitude displacements. Both differences were significant ($T = 32$, $N = 21$, $p = 0.002$; $t_{20} = 2.6$ $p = 0.01$, respectively). Men not only had a significantly higher mean heart rate ($T = 18$, $N = 13$, $p = 0.01$) than women, they also expended significantly more energy ($T = 6$, $N = 13$, $p = 0.002$) (Table 1).

----- Table 1 -----

At the end of trips subjects had collected from 0.1 to 9.5 kg, although we sometimes observed that women's baskets, loaded with fungi gathered by other family members, must have weighed considerably more.

Benefits: Although as predicted, on all measures we registered higher values for women than for men (Table 1), only the difference in the number of species gathered and the number of collection sites visited per hour were significant ($T = 23.5$, $N = 21$, $p = 0.002$ and $t_{20} = 2.1$ $p = 0.02$, respectively), and not for the number of fruiting bodies ($T = 103$, $N = 21$, $p = 0.33$) or for the weight of fungi gathered ($t_{20} = 0.5$, $p = 0.31$). Potential income obtained was difficult to calculate since the weight of each species gathered was not obtained separately. No statistical test was performed for potential income since monetary values were only a rough estimate calculated by multiplying the kilograms obtained by a fixed average market price.

4. Discussion

To our knowledge this is the first attempt to simultaneously record at high spatio-temporal resolution the foraging behavior of men and women searching for an immobile

edible resource in a natural environment. Previous researchers have only successfully GPS-tracked the hunting behavior of men searching, for example, for elk (Lyon & Burcham, 1998) or willow ptarmigan (Brøseth & Pedersen, 2000), while studies of hunter-gatherer societies have described foraging patterns based on general observation and structured interviews (Crivos, Martínez, Pochettino, Remorini, Sy, & Teves, 2007; Hill, Kaplan, Hawkes, & Hurtado, 1987; Ladio & Lozada, 2003; Thomas, 1973), with the aid of mathematical models (Winterhalder, 2001), or by consulting databases of settlement patterns (Brown, Liebovitch, & Glendon, 2007).

GPS proved useful for the detailed recording of foraging pathways, and the heart rate monitor for providing reliable estimates of energy expenditure. The findings were generally consistent with our predictions, and provide plausible evidence for a difference in search efficiency and search strategies between the men and women followed.

Overall, the *costs* of foraging for mushrooms were higher for men than for women, and significantly so for distance traveled, mean altitude reached, altitude displacement, heart rate and energy expended (Table 1). Comparing our results with previous reports, estimates of energy expenditure appeared to be reliable since similar values have been obtained for subjects running or walking uphill with a load (Table 2, references 2, 5). Nevertheless, the difference in energy expenditure between men and women gathering fungi in the present study (1.8 kcal /min) was greater than estimates for the two sexes at high activity (0.5 kcal / min) reported in a recent review of basal metabolic rate equations (Table 2, reference 1), but was consistent with the significantly greater differences we found in mean heart rate and altitude displacements for the men (Table 1).

----- Table 2 -----

The *benefits* obtained by men and women gatherers, although similar for weight of fungi, were significantly different for species composition (Table 1). The greater number of species collected by the women suggests that they followed a generalist strategy, collecting all edible species they found along their path, while the men followed a more specialist strategy, only collecting some of the edible species.

Overall, a difference in performance can be suggested between the sexes based on the energy invested in relation to the weight of fungi collected (Table 1). According to this, the women appeared to be more efficient foragers than the men in the sense that they invested significantly less energy to obtain an equivalent weight of fungi (Table 1). Women

also visited a significantly greater number of collection sites, which accounts for them traveling shorter distances than men although at a similar velocity.

Our findings consistently support most of the predicted differences for men and women. Measurements recorded were found to be reliable between followers, since acceptably high correlations between followers' records were obtained for most measures. Particular limitations of the study were the inability to control for foraging sites visited, group composition, and the need for the researchers to carry the measuring equipment. These difficulties were countered to some extent by following pairs of men and women under the same conditions (day, time and place), and with subjects broadly balanced for age, foraging experience, and the possible effect of followers' gender on subjects' behavior. A major aspect of the search situation, which, however, we could not control, was the influence the foragers possibly had on each other's behavior. As mentioned above, for safety reasons subjects never searched alone, and although usually out of sight of each other in the forest scrub, they maintained regular auditory contact. Nevertheless, even under these, for the hypothesized differences, conservative conditions, we still found significant differences in search behavior and efficiency in support of the predicted advantage for women.

Overall, the findings suggest that the men and women of the present study employed rather different strategies in searching for mushrooms, which can be summarized as follows. In general, the women appeared to search more closely for this resource than the men; they stopped at more collection sites and they gathered a greater variety of species. Although they traveled at a similar velocity to the men, the more frequent stops resulted in them covering less distance, and presumably at least partly as a consequence of this, expending less energy. For their part, the men traveled greater distances and to higher altitudes. Although this search pattern resulted in them collecting similar quantities of fungi to the women, possibly by reaching less exploited patches, they did so at a significantly higher energetic cost.

These findings are generally consistent with a domain-specific theory of foraging predicting an advantage for women on tasks involving the collection of immobile resources such as fungi (New et al., 2007; Silverman et al., 2007). They are also consistent with reports of the better ability of women to remember the specific location of such resources (reviewed in New et al., 2007), since our subjects had visited the foraging sites monitored here on previous occasions. On the other hand, the behavior of the men can be considered generally consistent with the greater risk-taking behavior more appropriate to

locating or tracking down a mobile resource and/or to locating scarce but highly valued and possibly high prestige items (cf. Ermer, Cosmides, & Tooby, 2008; Panter-Brick, 2002; Silverman et al., 2000). Thus, the findings of this study, despite its limitations, provide first support from true field conditions for the idea of a domain-specific spatio-temporal advantage for women in the type of foraging context likely to have been important for ancestral human females. To check the validity of this, it would be interesting to carry out similar cross-cultural studies of differences between men and women when gathering fungi or indeed other immobile resources such as firewood.

Acknowledgments

We thank the fungi gatherers of SIB followed, without whose cooperation and trust no trips would have been recorded, and the ethnomycologists from the Universidad Autónoma de Tlaxcala / Centro de Investigaciones en Ciencias Biológicas (UAT / CICB) Arturo Estrada for statistical advice, Adriana Montoya for introducing us to the community and to the study of wild edible fungi, Alejandro Kong for helping us with fungi identification, and all of them for vital logistical support. Financial support was provided by CONACyT (188635, 53095, 187302) and by the Posgrado de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

References

- Boa, E. (2004). Wild edible fungi: a global overview of their use and importance to people. *Nonwood forest products 17*. Rome: FAO Forestry Department, Corporate Document Repository.
- Brandner, C. (2007). Strategy selection during exploratory behavior: sex differences. *Judgment and Decision Making 5*, 326-332.
- Brøseth, H., & Pedersen, H. C. (2000). Hunting effort and game vulnerability studies on a small scale: a new technique combining radio-telemetry, GPS and GIS. *Journal of Applied Ecology 37*, 182-190.
- Brown C. T., Liebovitch L. S., & Glendon R. (2007). Lévy flights in Dobe Ju/'hoansi foraging patterns. *Human Ecology 35*:129–138.
- Choi, J., & Silverman, I. (2003). Processes underlying sex differences in route-learning strategies in children and adolescents. *Personality and Individual Differences 34*, 1153-1166.
- Christensen, M., Bhattarai, S., Devkota S., & Larsen, H. O. (2008). Collection and use of wild edible fungi in Nepal. *Economic Botany 62*, 12-23.
- Crivos M., Martínez M. R., Pochettino M. L., Remorini C., Sy A., & Teves L. (2007). Pathways as "signatures in landscape": towards an ethnography of mobility among the Mbya-Guaraní (Northeastern Argentina). *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 3*, 2.
- Dabbs, J. M., Chang, E. L., Strong, R. A., & Milun, R. (1998). Spatial ability, navigation strategy, and geographic knowledge among men and women. *Evolution and Human Behavior 19*, 89-98.
- Ecuyer-Dab, I., & Robert, M. (2004). Have sex differences in spatial ability evolved from male competition for mating and female concern for survival? *Cognition 91*, 221-257.
- Ermer E., Cosmides L., & Tooby J. (2008). Relative status regulates risky decision making about resources in men: evidence for the co-evolution of motivation and cognition. *Evolution and Human Behavior 29*: 106–118.
- Frisancho, A. R. (1979). *Human adaptation: A functional interpretation*. Saint Louis: Mosby.
- Gillner, S., & Mallot, H. A. (1998). Navigation and acquisition of spatial knowledge in a virtual maze. *Journal of Cognitive Neuroscience 10*, 445–463.

- Henry, C. J. K. (2005). Basal metabolic rate studies in humans: measurement and development of new equations. *Public Health Nutrition* 8, 1133-1152.
- Hill, K., Kaplan, H., Hawkes, K., & Hurtado, A. M. (1987). Foraging decisions among Aché hunter-gatherers: New data and implications for optimal foraging models. *Ethology and Sociobiology* 8: 1-36.
- INEGI –Instituto Nacional de Estadística y Geografía–. (2005). Censo de población y vivienda. Consulta por localidad, Tlaxcala, México. (www.inegi.org.mx)
- Jones, C. M., Braithwaite, V. A., & Healy, S. D. (2003). The evolution of sex differences in spatial ability. *Behavioral Neuroscience* 117, 403–411.
- Keytel, L. R., Goedecke, J. H., Noakes, T. D., Hiilloskorpi, H., Laukkanen, R., van der Merwe, L., & Lambert, E. V. (2005). Prediction of energy expenditure from heart rate monitoring during submaximal exercise. *Journal of Sports Sciences* 23, 289-297.
- Kimura, D. (1999). *Sex and cognition*. Cambridge, MA: The MIT Press.
- Ladio, A., & Lozada, M. (2003). Comparison of wild edible plant diversity and foraging strategies in two aboriginal communities of northwestern Patagonia. *Biodiversity and Conservation* 12, 937-951.
- Lyon, L. J., & Burcham, M.G. (1998). Tracking elk hunters with the Global Positioning System. *Research Paper RMRS-RP-3*. Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Martin, P., & Bateson, P. (1993). The reliability and validity of measures. In P. Martin, & P. Bateson (Eds.), *Measuring behaviour: An introductory guide* (pp. 114-124). 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Moffat, S. D., Hampson, E., & Hatzipantelis, M. (1998). Navigation in a "virtual" maze: Sex differences and correlation with psychometric measures of spatial ability in humans. *Evolution and Human Behavior* 19, 73-87.
- Montoya, A., Estrada-Torres, A., & Caballero, J. (2002). Comparative ethnomycological survey of three localities from la Malinche volcano, Mexico. *Journal of Ethnobiology* 22, 103-131.
- Montoya, A., Hernández-Totomoch, O., Estrada-Torres, A., Kong, A., & Caballero, J. (2003). Traditional knowledge about mushrooms in a Nahuatl community in the state of Tlaxcala, México. *Mycologia* 95, 793–806.
- Montoya, A., Kong, A., Estrada-Torres, A., Cifuentes, J., & Caballero, J. (2004). Useful wild fungi of La Malinche National Park, Mexico. *Fungal Diversity* 17, 115-143.

- New, J., Krasnow, M. M., Truxaw, D., & Gaulin, S. J. C. (2007). Spatial adaptations for plant foraging: women excel and calories count. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 2679-2684.
- Pacheco-Cobos, L., Rosetti, M., & Hudson, R. (2009). A new method for tracking pathways of humans searching for wild, edible fungi. *Micologia Aplicada International*, 21, 77-87.
- Panther-Brick, C. (2002). Sexual division of labor: energetic and evolutionary scenarios. *American Journal of Human Biology* 14, 627-640.
- Romero-Contreras, A. T. (1998). *Los temazcales de San Isidro Buen Suceso: Cultura, medicina y tradición de un pueblo tlaxcalteca*. Tlaxcala: Gobierno del Estado de Tlaxcala, México.
- Romero-Melgarejo, O. (2002). *La Malinche: Poder y religión en la región del volcán*. Tlaxcala: Universidad Autónoma de Tlaxcala, México.
- Sherry, D. F., & Hampson, E. (1997). Evolution and the hormonal control of sexually-dimorphic spatial abilities in humans. *Trends in Cognitive Sciences* 1, 50-56.
- Silverman, I., & Eals, M. (1992). Sex differences in spatial abilities: Evolutionary theory and data. In J. H. Barkow, J. Cosmides, & J. Tooby (Eds.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture* (pp. 531-549). New York: Oxford University Press.
- Silverman, I., Choi, J., Mackewn, A., Fisher, M., Moro, J., & Olshansky, E. (2000). Evolved mechanisms underlying wayfinding: further studies on the hunter-gatherer theory of spatial sex differences. *Evolution and Human Behavior* 21, 201-213.
- Silverman, I., Choi, J., & Peters, M. (2007). The hunter-gatherer theory of sex differences in spatial abilities: Data from 40 countries. *Archives of Sexual Behavior* 36, 261-268.
- Thomas, R. B. (1973). Human adaptation to a high Andean energy flow system. *Occasional Papers in Anthropology* 7. Pennsylvania: Department of Anthropology, Pennsylvania State University.
- van Dijk, H., Onguene, N. A., & Kuyper, T. W. (2003). Knowledge and utilization of edible mushrooms by local populations of the rain forest of South Cameroon. *Ambio* 32, 19-23.
- Vaz, M., Karaolis, N., Draper, A., & Shetty, P. (2005). A compilation of energy costs of physical activities. *Public Health Nutrition* 8, 1153-1183.

- Villers R. L., Rojas, G. F., & Tenorio, L. P. (2006). *Guía botánica del Parque Nacional Malinche, Tlaxcala-Puebla*. México City: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Voyer, D., Voyer, S., & Bryden, M. P. (1995). Magnitude of sex differences in spatial abilities: A meta-analysis and consideration of critical variables. *Psychological Bulletin*, 117, 250-270.
- Winterhalder, B. (2001). The behavioral ecology of hunter-gatherers. In C. Panter-Brick, R. H. Layton, & P. A. Rowley-Conwy (Eds.), *Hunter-gatherers: An interdisciplinary perspective* (pp 12-38). Cambridge: Cambridge University Press.
- Zent, E. L., Zent, S., & Iturriaga, T. (2004). Knowledge and use of fungi by a mycophilic society of the Venezuelan Amazon. *Economic Botany* 58, 214–226.

FIGURES



Figure 1. La Malinche volcano: a) northern view, b) woman collecting fungi in typical attire, c-d) men and women searching on slopes at different foraging sites.

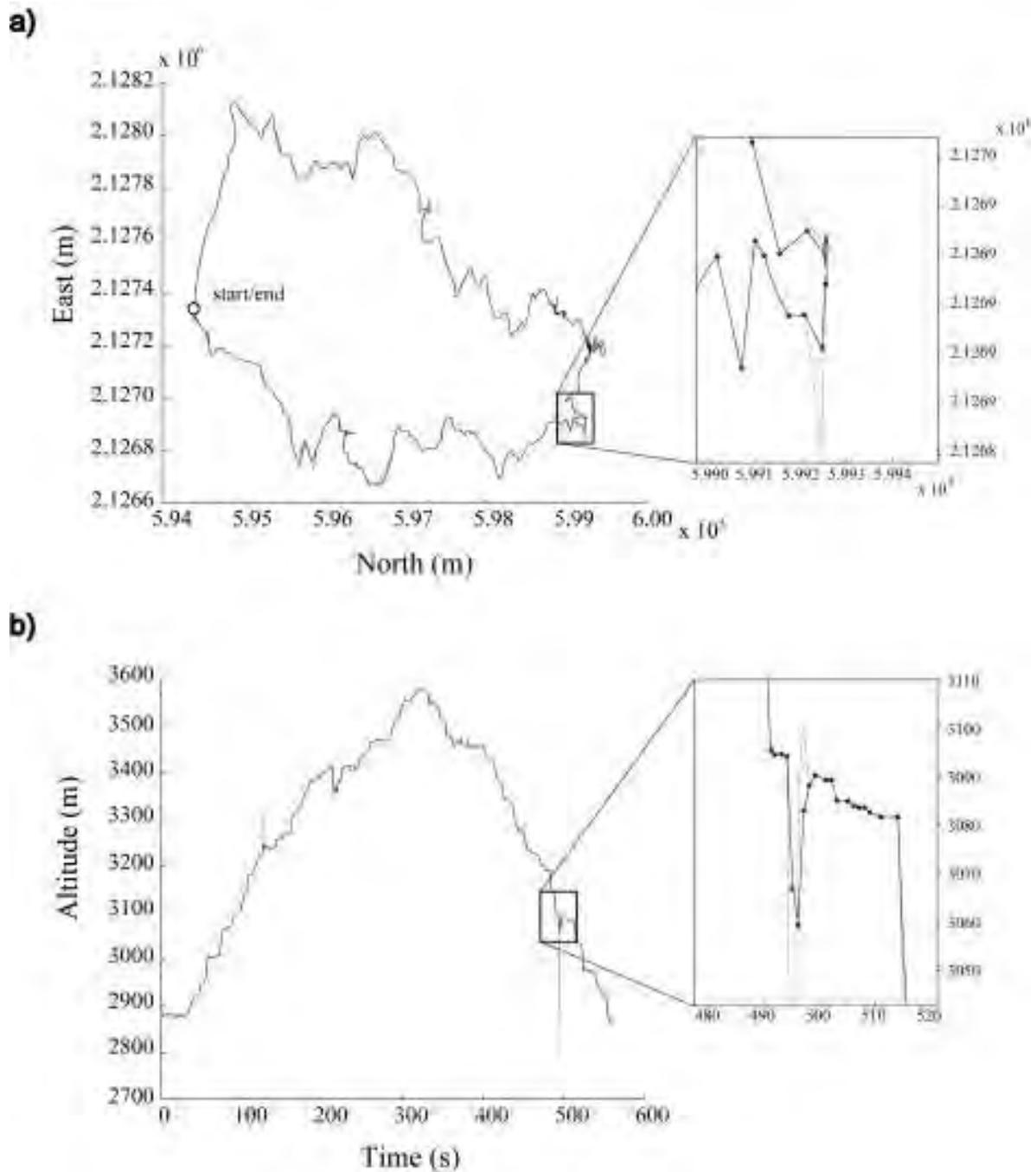


Figure 2. Examples of the replacement of outlier records by the smoothing process: a) path (14Q geographical zone in UTM coordinate system), and b) altitude plots. Amplified sections show how outliers (grey lines) were smoothed and brought closer to actual pathways (black lines), as well as geographical positions recorded every 30 s (black dots).

TABLES

Table 1

Energy expenditure and resources obtained by men and women while searching for fungi

	Men		Women		<i>p</i> -value
	Mean ± SD	Max-Min	Mean ± SD	Max-Min	
COSTS					
<i>GPS recordings:</i>					
Distance traveled (km)	7.9 ± 2.6	14.7 – 4.1	7.1 ± 2.6	15.8 – 3.7	0.04
Velocity (km/hr)	2.1 ± 0.5	3.1 – 1.5	2.1 ± 0.5	3.5 – 1.3	0.29
Altitude (m asl)	3338 ± 230	3527 – 2554	3298 ± 223	3521 – 2554	0.002
Altitude displacement	381 ± 164	704 – 60	310 ± 149	711 – 59	0.01
<i>Polar F4™ recordings:</i>					
Heart rate	105 ± 12	123 – 86	97 ± 14	138 – 81	0.01
Energy expenditure (kcal)	1219 ± 540	2583 – 535	707 ± 356	1674 – 410	0.002
BENEFITS					
Number of species	6 ± 2	10 – 1	8 ± 3	14 – 2	0.002
Fruiting bodies	124 ± 74	308 – 3	135 ± 91	362 – 6	0.33
Collection sites per hour	10 ± 6	27 – 1	13 ± 8	28 – 1	0.02
Fungi weight (kg)	3.4 ± 2.1	8.3 – 0.1	3.7 ± 2.6	9.5 – 0.3	0.31
Income (\$3 USD per kg)	10.2 ± 6.4	24.8 – 0.3	11.1 ± 7.9	28.5 – 0.8	nt

Note: See section 3.2 for details of the sampling procedure and statistical tests applied. As hypotheses were directional, one-tailed tests were used throughout; nt = not tested since extrapolated from weight.

Table 2

Comparison of energetic expenditure of men and women during various physical activities

	Men		Women		Difference kcal / min
	kcal / min	N	kcal / min	N	
¹Oxford equations 2005					
Basal metabolic rate	0.9	1006	0.8	1006	0.1
High activity energy expenditure	2.2	2816	1.7	2816	0.5
²Banerjee et al. 1972					
Walking (level ground 4-4.8 km / h)	4	10	2.1	10	0.9
Running (level ground 7-9 km / h)	6.2	10	4.6	10	1.6
³Frisancho 1979					
Maximal work capacity	10.6		7.5		3.1
⁴Li Jing 1991					
Walking	2.61 ⁺		2.56 ⁺		0.05 ⁺
Long distance running	3.2 ⁺		2.6 ⁺		0.6 ⁺
⁵Norgan et al. 1974					
Walk uphill (average speed)	6	19	5.1	17	0.9
Walk downhill (medium speed)	3.3	18	2.7	13	0.6
Walk with load (uphill)	7.1	3	5.5	10	1.6
⁶Thomas 1973					
Walking (3 km / h)	3.3		3		0.3
Picking canihua (Chenopodium sp.)	1.9		1.7		0.2
Picking quinoa (Chenopodium sp.)	2.2		2.1		0.1
⁷Wilmore 1978					
Energy cost of circuit-training	9	20	6.1	20	2.9
Pacheco-Cobos et al. (present study)					
Mushroom gathering	5	13	3.2	13	1.8^{††}

Note: ¹Henry (2005), units converted from MJ/day reported. ^{2,4,5,7} From Vaz, Karaolis, Draper, & Shetty (2005) compilation of energy costs of physical activities: ^{2,4}medical students (Singapore and Shanghai, respectively, Asia), ⁵New Guinean adults (Lufa village at 1850 m asl, Asia), and ⁷subjects participating in a training program. ^{3,6}Quechua population (above 4000 m asl, South America). ⁺(kcal m² / min). ^{††}Highly significant difference according to, one-tailed Wilcoxon signed rank test performed ($T = 11$, $N = 13$, $p = 0.007$).

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Foraging trips recorded for pairs of men and women

Date	Gender and age	Man [†] (LPC)	Woman [†] (CC)	Men in the party	Women in the party	Site
060819	M39 – W39	0	1	1	1	2
060826	M36 – W32	0	1	5	4	4
060827	M38 – W59	0	1	2	2	1
060902	M34 – W40	0	1	6	4	1
060908	M61 – W56	1	0	4	3	7
060909	M64 – W53	1	0	5	4	4
061006	M57 – W61	1	0	6	4	5
061007	M50 – W48	1	0	5	5	4
070616	M49 – W51	1	0	5	4	4
070622	M23 – W17	0	1	5	5	1
070623	M35 – W52	0	1	5	6	5
070629	M47 – W43	1	0	4	6	1
070715	M17 – W19	0	1	4	2	2
[†] 070720	M36 – W32	0	1	2	2	5
070721	M38 – W38	1	0	2	2	5
070728	M28 – W32	1	0	6	3	7
070729	M26 – W27	0	1	2	2	4
070831	M24 – W46	1	0	2	10	5
[†] 070901	M44 – W36	0	1	2	1	6
070907	M17 – W47	0	1	5	3	4
[†] 070908	M49 – W40	0	1	4	2	7

Note: [†]Researcher following the man (0) or the woman (1) gatherer. All 2007 pairs were monitored for heart rate (see 2.4 for details). [†]Pairs removed randomly to run the analysis with an entirely balanced sample for the pairs for which physiological data were recorded.

Sites visited on foraging trips

Site	Times visited for paired recordings	Interobserver tests	Times GPS lost signal (sum for both devices)
1	4	1	311
2	2	1	101
3	0	1	42
4	6	0	89
5	5	0	133
6	1	0	10
7	3	0	118

Energy expenditure and resources obtained by men and women while searching for fungi

	Men		Women		<i>p</i>-value
	Mean \pm SD	Max-Min	Mean \pm SD	Max-Min	
COSTS					
<i>GPS recordings:</i>					
Distance traveled (km)	7.9 \pm 2.8	14.7 – 4.1	7.1 \pm 2.8	15.8 – 3.7	0.04
Velocity (km/hr)	2.2 \pm 0.5	3.1 – 1.5	2.1 \pm 0.6	3.5 – 1.3	0.32
Altitude (m asl)	3390 \pm 131	3527 – 3163	3344 \pm 135	3521 – 3067	0.003
Altitude displacement	406 \pm 153	704 – 155	325 \pm 143	711 – 139	0.01
<i>Polar F4™ recordings:</i>					
Heart rate	109 \pm 12	123 – 86	100 \pm 14	138 – 91	0.02
Energy expenditure (kcal)	1279 \pm 604	2583 – 535	736 \pm 391	1674 – 410	0.01
BENEFITS					
Number of species	6 \pm 2	10 – 1	8 \pm 3	13 – 2	0.003
Fruiting bodies	121 \pm 73	308 – 3	129 \pm 90	362 – 6	0.46
Collection sites per hour	9 \pm 6	27 – 1	12 \pm 8	28 – 1	0.04
Fungi weight (kg)	3.5 \pm 2.3	8.3 – 0.1	4.0 \pm 2.7	9.5 – 0.3	0.19
Income (\$3 USD per kg)	10.5 \pm 6.8	24.8 – 0.3	12.1 \pm 8	28.5 – 0.8	nt

Note: Data obtained with a sample of 18 pairs balanced for followers' sex. As hypotheses were directional, one-tailed tests were used throughout; nt = not tested since extrapolated from weight.

Capítulo 3

Simulación de muestreos y estimación de la riqueza y diversidad de hongos.



ARTÍCULO EN PREPARACIÓN PARA: BIODIVERSITY AND CONSERVATION

Simulación de muestreos y estimación de la riqueza y diversidad de hongos a partir de los registros de trayectorias de búsqueda en La Malinche, Tlaxcala.

Luis Pacheco-Cobos*, Marcos F Rosetti*, Adriana Montoya Esquivel†,
Javier Caballero Nieto♦, Robyn Hudson*.

* Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

† Centro de Investigación de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala.

♦ Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Introducción

Los hongos se encuentran entre los organismos más diversos e importantes en el mundo, tanto por las funciones ecológicas que desempeñan dentro de los ecosistemas como por su influencia en distintas actividades humanas (Mueller & Schmit 2007). Entre los roles que desempeñan los hongos están el de ser saprobios o parasitarios, actuando sobre la madera de árboles vivos o muertos, así como otros tipos de materia orgánica presentes en el suelo del bosque. También constituyen una parte importante de la red alimentaria, pues son sustento para organismos que van desde microbios hasta mamíferos (O'Dell, Smith, Castellano & Luoma 1996). Otra función, que contribuye a la plasticidad y a los cambios dinámicos en la diversidad de los bosques, ocurre a través de las relaciones mutualistas (mícorrizas) que ciertas especies de hongos (Phylums: Basidiomycota, Ascomycota, Glomeromycota) establecen con las raíces de los árboles. Las mícorrizas promueven el intercambio de nutrientes entre hongo (que provee fósforo, nitrógeno, calcio, potasio, agua) y planta (que provee carbohidratos y vitaminas), y por lo general son obligatorias para el crecimiento y supervivencia de los organismos asociados (Mueller, Halling, Carranza, Mata & Schmit 2006).

Los esporomas (estructuras reproductoras) de muchos hongos macroscópicos son recursos forestales muy apreciados por diferentes culturas alrededor del mundo, pues las personas no sólo los usan como alimento o medicina, sino que dado su valor comercial llegan a proveer a las familias una fuente importante de ingreso económico. Por ello, el conocimiento sobre los sitios en que dichos hongos se ubican llega a ser atesorado como un valioso secreto por las personas que lo poseen (Boa 2004; Mueller *et al* 2006; Arora & Shepard 2008; Estrada-Martínez, Gúzman, Cibrián & Ortega 2009). Desafortunadamente, en México como en otros países en desarrollo, las migraciones masivas originadas por la pobreza extrema y los altos niveles de marginación, conducen a muchas comunidades agrarias e indígenas a la desintegración, ocasionando la pérdida del conocimiento, acumulado a lo largo de miles de años, sobre las costumbres de manejo y utilización de muchos recursos forestales entre los que se encuentran los hongos comestibles (Saruhkán, Halffter, Kolef, González, Carabias, March, Soberón, Mohar, Dirzo, Anta, Llorente-Bousquets, de la Maza 2009).

Aunque los hongos macroscópicos son probablemente el grupo de hongos con mayor número de estudios de diversidad, se considera que todavía existe mucho por conocer sobre estos organismos. El reducido número de micólogos entrenados para realizar la identificación taxonómica así como las dificultades logísticas de muestrear sistemáticamente el área estudiada durante varios años, se cuentan entre las principales causas que impiden describir apropiadamente la distribución de hongos macroscópicos aun en las regiones más estudiadas del mundo (Cannon 1997; Mueller, Schmit, Leacock, Buyck, Cifuentes, Desjardin, Halling, Hjortstam, Iturriaga, Larsson, Lodge, May, Minter, Rajchenberg, Redhead, Ryvarden, Trappe, Watling & Wu 2007).

El inventariado y monitoreo de hongos (i.e. *Boletus* spp., *Cantharellus* spp. o *Tricholoma* spp.) y árboles (i.e. *Quercus* spp., *Pinus* spp. o *Abies* spp.) en asociaciones ectomicorrizógenas, provee información indispensable para el desarrollo y mejoramiento de los planes de conservación y manejo de ecosistemas (Pilz & Molina 1996). Las elevadas tasas de deforestación en el mundo no sólo han promovido la desaparición de un gran número de especies, sino que se cree son la principal causa de los cambios climáticos observados en el mundo durante los últimos años. La ausencia de árboles en las zonas afectadas ha reducido los niveles de precipitación, generando severas sequías. En el caso de México, la cobertura vegetal original se encontraba reducida a un 38 % para el año de 2002 (Saruhkán *et al.* 2009).

A la fecha no existe un método de muestreo, aceptado universalmente, que permita estudiar la diversidad de una comunidad de hongos macroscópicos (Hawksworth & Mueller 2005). Muchos métodos desarrollados para este fin, han sido adaptados a partir de métodos empleados para el estudio de comunidades vegetales. Sin embargo, dadas las características de los hongos macroscópicos, tales métodos pueden resultar inapropiados. Por ejemplo, basarse en la observación de esporomas para determinar la presencia o ausencia del hongo como organismo no es totalmente apropiado, debido a que el micelio (cuerpo del hongo) puede extenderse por debajo del suelo del bosque por hectáreas enteras sin poder ser observado a simple vista (Cannon 1997, Schmit, Murphy & Mueller 1999; Schmit & Lodge 2005). Por esta razón el trabajar con recolectores de hongos nativos, quienes se han dedicado a esta actividad durante años, provee la ventaja de aprovechar el conocimiento que estos tienen de su ambiente y facilita la localización de los sitios en los que fructifican los hongos.

Los métodos clásicos han recurrido al uso de transectos y cuadrantes para describir la abundancia y diversidad de las especies de hongos macroscópicos. Los transectos son útiles para estudiar variaciones en las poblaciones a lo largo de gradientes ambientales, mientras los cuadrantes se usan con frecuencia para cuantificar el número de especies por unidad de área (Martin 1995; Rossman, Tulloss, O'Dell & Thorn 1998; Schmit & Lodge 2005). La ventaja de estos métodos radica en que sus mediciones se realizan de manera sistemática, lo cual permite comparar los resultados de estudios realizados en diferentes zonas (Balice, Jarmie & Rogers 1997). Sin embargo, es necesario ser cautelosos con el uso de la información obtenida pues las extrapolaciones pueden llegar a ser erróneas. Este tipo de aproximaciones no son sencillas de aplicar a los hongos para producir inventarios completos de su diversidad, debido a que requieren de observaciones meticulosas y repetidos muestreos (Cannon 1997). Una de las principales dificultades de estos métodos es determinar las áreas a muestrear, especialmente cuando estas no se conocen bien.

Entre las propuestas clásicas para inventariar la biodiversidad de diferentes taxa utilizando transectos está la de Rossman *et al.* (1998), quienes para el caso de hongos terrestres recomendaron: a) realizar programas piloto de 2-5 años, b) utilizar unidades básicas de muestreo que consistan en dos transectos paralelos de 250 m cada uno y separados entre sí por 50 m, c) marcar a lo largo de cada transecto 55 lotes circulares de

4 m² (r = 1.13 m) a intervalos de 5 m, y d) muestrear cada quinto lote. Para un estudio completo sugieren colocar unidades básicas de muestreo en unos 15 sitios diferentes, representativos de los principales tipos de vegetación. Otro ejemplo, más reciente, es el de Garibay-Orijel (2006) quien a lo largo de dos años asistió a ocho sitios de muestreo (100 x 100 m) designados aleatoriamente. En cada fecha, quincenal, se muestreó a lo largo de diez transectos rectangulares (4 x 33 m) colocados aleatoriamente dentro del correspondiente sitio de muestreo. Por último, en el caso del muestreo con cuadrantes, Martin (1995) hace referencia a un método diseñado para inventariar plantas por Fco. Dallmeier, el cual consiste en dividir una zona de 25 ha (500 x 500 m) en 25 cuadrantes de 1 ha (100 x 100 m), los se que a su vez se dividen en 25 lotes (20 x 20 m).

El objetivo de este estudio fue simular cuatro tipos de muestreo de hongos silvestres, y conocer la eficiencia de cada simulación para representar los registros obtenidos a partir de trayectorias de búsqueda (Pacheco-Cobos, Rosetti & Hudson 2009; Pacheco-Cobos Rosetti, Cuatianquiz & Hudson en prensa). Para esto se calcularon y compararon, en cada ocasión, parámetros ecológicos como la abundancia, frecuencia, riqueza y diversidad de especies de hongos en los sitios visitados.

La ventaja de emplear las trayectorias como estimadores de riqueza y diversidad radica en que al participar en la búsqueda de hongos con recolectores experimentados, se tiene acceso directo al conocimiento ecológico tradicional que éstos han acumulado sobre la topografía y tipos de vegetación del territorio alrededor de su comunidad, el cual probablemente usan para localizar hongos silvestres comestibles que recolectan. Este tipo de interacción, investigadores-indígenas, ha rendido frutos tanto para la elaboración de mapas territoriales o de caza (Zurayk, el-Awar, Hamadeha, Talhouk, Sayegh, Chehab & al Shab 2001; Smith 2003) como para la estimación rápida de tendencias en biodiversidad (Hellier, Newton & Ochoa 1999), aunque también se ha advertido sobre la necesidad de ser cautelosos al usar el conocimiento indígena para estos propósitos.

A pesar de que los hongos muestreados corresponden con los comercializados, consumidos o preferidos por los recolectores, el empleo del método desarrollado puede ser útil para analizar la riqueza, diversidad y distribución de dichos hongos en el bosque. Lo cual es relevante para planear el manejo sustentable de ecosistemas.

Métodos

Área de estudio

El Parque Nacional Malinche (volcán La Malintzin con 4,461 m de altitud) se localiza entre los estados de Tlaxcala y Puebla (19°06'04"-19°20'06" latitud Norte, 97°55'41"-98°10'52" longitud Oeste), y cuenta con una superficie de 45,852 has de las cuales 31,419 corresponden al estado de Tlaxcala y 14,433 al estado de Puebla. El volcán forma parte de la Cordillera Volcánica Transmexicana que se extiende desde el Océano Pacífico hasta el Golfo de México.

El clima de La Malintzin se divide en zonas climáticas de acuerdo con los diferentes niveles altitudinales que presenta (Figura 1): a) Por debajo de los 3,000 m el clima es de tipo templado sub-húmedo con temperaturas anuales que oscilan entre los 12-18 °C. Dentro de esta zona se ubican las comunidades de *Quercus* y *Pinus*. b) Entre los 3,000 y 4,000 m el clima es de tipo semi-frío con temperaturas que fluctúan entre los 12-5°C. Dentro de esta zona se encuentran comunidades de *Pinus*, *Alnus* y *Abies*. c) Por encima de los 4,000 m el clima es de tipo frío con temperaturas entre los 5-2 °C. En esta zona se presenta el zacatonal de alta montaña y la especie *Juniperus monticola* en forma de arbusto (Villers, Rojas & Tenorio 2006).

Los registros de la estación metereológica Tlaxcala de Xicohtencatl (19°19'26.0" N, 98°14'48.0" O, 2,247 msnm) mostraron que la temperatura y precipitación diarias (promedio \pm desviación estándar) fueron de 17.3 \pm 1.47 °C y de 4.2 \pm 7.29 mm, respectivamente, durante las temporadas de lluvias comprendidas entre finales de mayo y principios de octubre de 2006 y 2007 (Servicio Metereológico Nacional).

Muestreos reales

Los muestreos reales corresponden a los registros de trayectorias de búsqueda de hongos comestibles, realizados a lo largo de tres temporadas de lluvias (Tabla 1). El método para realizar tales registros lo describen Pacheco-Cobos *et al.* (2009).

Un total de 55 trayectorias de búsqueda fueron registradas, 24 para hombres y 22 para mujeres cuya edad ($P \pm DE$) fue de 36.3 \pm 14.3 años y 41.4 \pm 11.8 años, respectivamente. De las trayectorias registradas, 46 se realizaron con recolectores a los

que se acompañó en una sola ocasión (independientes) y 9 se realizaron con recolectores a los que se acompañó en más de una ocasión (no independientes).

La mayoría de las personas (43 de un total de 46) reportaron ser originarias de San Isidro Buensuceso, Tlaxcala, y dedicarse a esta actividad desde los 10 años de edad aproximadamente. Los ocho sitios que visitaron para buscar hongos en el volcán, se muestran en la Figura 1. El número de visitas realizadas a cada sitio varió, según la elección de los recolectores. Dado que en casi todas las visitas (fechas) se registró más de una trayectoria (Pacheco-Cobos *et al.* en prensa), el número de trayectorias registradas pocas veces coincide con el de visitas (Tabla 1). Para cada sitio visitado se estimó la producción de hongos por trayectoria, dividiendo el total de kilogramos recolectados (esporomas de todas las especies) entre el número total de trayectorias registradas ($\text{ProdTray} = \text{kg todas spp} / \# \text{ trayectorias}$) (Tabla 1).

Se identificaron un total de 27 especies de hongos comestibles (Tabla 2), algunas sólo a nivel de género, comparando los nombres comunes registrados con los nombres reportados en trabajos previos en la zona estudiada (Montoya, Kong, Estrada-Torres, Cifuentes & Caballero 2004; Montoya 2005). La lista final de especies fue corroborada, junto con el material fotográfico obtenido, por expertos (Com. Pers. Alejandro Kong, Centro Investigación en Ciencias Biológicas; Universidad Autónoma de Tlaxcala & Joaquín Cifuentes Blanco, Sección de Micología, Herbario FCME, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México).

Muestreos simulados

Las simulaciones de muestreo se programaron en MATLAB 7.0 ® para ser realizadas sobre secciones específicas de las trayectorias de búsqueda de hongos registradas (muestreos reales) por Pacheco-Cobos *et al.* (2009; en prensa). Para esto se designó como *traysecto*, análogamente al transecto propuesto por Rossman *et al.* (1998), a cada sección de 250 m de longitud colocada sobre las trayectorias. Tanto el número de *traysectos* a colocar como la posición de los mismos a lo largo de cada trayectoria, se determinaron siguiendo cuatro criterios de simulación: *Distancia*, *Tiempo*, *Aleatorio* y *Parches* (ver descripciones adelante). En los tres primeros casos el número de *traysectos* se definió en base a la distancia recorrida en cada trayectoria, agregando un *traysecto* por cada kilómetro, y sólo varió la forma en que éstos se colocaron sobre cada trayectoria. En

el último caso el número de *traysectos* se definió a partir del número congregaciones (parches) de hongos identificadas en cada trayectoria por un algoritmo, agregando un *traysecto* por cada congregación (ver descripción *Parches*). Debido a lo anterior el número total de *traysectos* colocados sobre las trayectorias, se mantuvo constante (378) para las simulaciones por *Distancia*, *Tiempo* y *Aleatorio*, y difirió (263) para la simulación por *Parches*. Para cada sitio visitado se calculó el número total de *traysectos* colocados sobre las trayectorias ahí registradas, así como el número de especies y el correspondiente número de esporomas presentes en cada uno de dichos *traysectos*. La Figura 2 muestra ejemplos de la colocación de *traysectos* sobre una trayectoria.

Posicionamiento de los traysectos por Distancia, Tiempo y Aleatorio

En la simulación por *Distancia* la posición de cada *traysecto* se ubicó sobre los últimos 250 m de cada kilómetro recorrido. En la simulación por *Tiempo* los *traysectos* se colocaron sobre los 250 m anteriores al inicio de cada segmento obtenido al dividir el tiempo total de búsqueda en la trayectoria entre el número de *traysectos* a colocar. En la simulación bajo el criterio *Aleatorio* cada *traysecto* se colocó sobre los 250 m posteriores a su correspondiente punto de inicio. Éste se determinó generando un valor al azar, entre 0 y 1, y multiplicándolo por el número total de registros espacio-temporales de la trayectoria. El resultado se redondeó hacia el entero superior más cercano, para obtener el número de registro espacio-temporal (posición de inicio) a partir del cual colocar el *traysecto*. En todos los casos se evitaron los solapamientos.

Posicionamiento de los traysectos por Parches

En esta simulación los *traysectos* se colocaron sobre los centros de los parches de hongos reconocidos para cada trayectoria. Cada *traysecto* cubrió los 125 m anteriores y los 125 m posteriores al centro de su parche. Los *traysectos* obtenidos para esta simulación sólo abarcaron el 69.6 % del área cubierta para las mismas trayectorias por las otras simulaciones.

La identificación de parches de hongos se obtuvo aplicando el algoritmo k-means (MacQueen 1967) a los registros espaciales de las especies recolectadas a lo largo de cada trayectoria. Dicho algoritmo clasifica el conjunto de datos provisto dentro de un número k de conglomerados determinado a priori. La posición inicial de los k centros, alrededor de los cuales se formarán los conglomerados, se determina de manera aleatoria dentro del espacio representado por los objetos (lotes, ver *Frecuencia* más adelante) a

agrupar. A continuación, cada objeto es asignado al grupo con el que comparte el centro más cercano. Cuando todos los objetos han sido asignados a un centro, las posiciones de los k centros son recalculadas para ubicarse en el centro del conglomerado.

Debido a que k-means asigna de manera estocástica la configuración espacial inicial de los centros, es necesario repetir el proceso en múltiples ocasiones para encontrar las configuraciones que mejor cumplan con el criterio de mínima distorsión. El grado de distorsión (véase fórmula) en un conglomerado aumenta a medida que las distancias entre su centro y los puntos que lo conforman aumenta.

$$\text{distorsión} = \sum_{i=1}^R (x_i - c_{(xi)})^2$$

(R = número total registros,
x = registro incluido en el aglomerado, y
c = centro del aglomerado)

Para sistematizar la asignación de un número k de parches a cada trayectoria, se corrió el algoritmo k-means sobre el mismo conjunto de datos en diez ocasiones. Los valores iniciales asignados a k, se encontraron dentro del rango que iba desde dos hasta la mitad del total de los registros espaciales de los hongos recolectados. Para cada conjunto de configuraciones espaciales, definiendo la posición de k centros, se buscó el valor mínimo de k para el cual se maximizara la disminución de la distorsión. Esta condición está definida por el criterio de Schwarz (1978).

$$\text{Schwarz} = \text{distorsión} + mk \log R$$

(R = número total registros,
k = número de centros, y
m = número de dimensiones)

Se calcularon las diferencias obtenidas con la ecuación de Schwarz (1978), para cada par consecutivo de k de centros estimados, y se estandarizó el valor de dichas diferencias al sustraer el mínimo y dividir entre el rango. Al analizar los valores estandarizados de las diferencias calculadas, se observó que por debajo de 0.1 (valor umbral) el número de centros k colocados presentaba la menor distorsión. Por esta razón, se seleccionó como el número óptimo de k centros a colocar, el valor específico, dentro del rango asignado, que correspondió con el valor umbral definido. Por último, se corrió en

diez ocasiones más el algoritmo k-means para cada conjunto de datos, utilizando el valor de k determinado como óptimo. De todas las configuraciones espaciales obtenidas en cada repetición de k-means sólo se eligió la que presentó el menor grado de distorsión.

Área muestreada

El área muestreada en cada trayectoria se calculó en función de las distancias (m) recorridas por los recolectores o abarcadas por los *traysectos*, en los muestreos reales y simulados, respectivamente. Para obtener unidades de área (m²), tales distancias fueron multiplicadas por 1 m, asumiendo que durante la búsqueda los recolectores escanearon por lo menos 0.5 m a cada lado de la línea que definieron en su recorrido.

El área muestreada total, dentro de cada sitio visitado en los muestreos reales y simulados, se calculó sumando las respectivas distancias recorridas o abarcadas, en cada una de las trayectorias correspondientes.

Parámetros ecológicos

Para los datos obtenidos a partir de muestreos reales y de muestreos simulados, se calculó la Abundancia, Frecuencia, Riqueza y Diversidad de las especies de hongos recolectadas dentro de cada sitio visitado en el volcán.

Abundancia (Ab)

La abundancia se estimó como el número de esporomas registrado para cada especie. La abundancia absoluta se obtuvo al sumar el número de esporomas de cada especie ($AbA = \text{total esporomas } sp_i$), mientras la abundancia relativa se estimó dividiendo el número de esporomas de cada especie entre el número de esporomas de todas las especies ($AbR = AbA / \text{total esporomas spp}$).

Frecuencia (Fr)

La frecuencia se calculó a partir del número de lotes (posiciones geográficas) en que se realizaron las recolecciones, independientemente del número de esporomas recolectados. Cabe recordar que el micelio de muchos hongos ectomicorrizógenos se extiende por debajo del suelo, pudiendo presentar uno o más esporomas en la superficie del área que cubre. Este hecho dificulta la identificación de los individuos, por lo que en este caso consideramos los lotes mencionados (< 5 m²) sólo como individuos potenciales.

La frecuencia absoluta se obtuvo al sumar el número de lotes en que se recolectó cada especie ($FrA = \text{total individuos } sp_i$), mientras la frecuencia relativa se obtuvo al dividir el número de lotes en que se recolectó cada especie entre el número de lotes registrado para todas las especies ($FrR = FrA / \text{total individuos spp}$). La frecuencia espacial se obtuvo al dividir el número de sitios visitados en que se registró la presencia de cada especie entre el número total de sitios visitados ($N = 8$) ($FrE = \text{total de sitios con } sp_i / \text{total de sitios visitados}$).

Riqueza (S)

La riqueza se estimó como el número total de especies encontradas ($S = \# \text{ spp}$).

Índice de diversidad Shannon (H)

Para calcular la diversidad de especies en cada sitio visitado y la total, esta última a *grosso modo* considerando los registros de todos los sitios visitados en el volcán, se usó el índice de Shannon ($H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$; donde $p_i = FrR$ de cada sitio o total).

Análisis de datos

Una primera comparación entre los valores obtenidos para las distintas Ab (Tablas 6, 8), Fr (Tablas 5, 7, 9) y el número de *traysectos* en que se encontró cada especie (Tabla 10), se basó en la comparación de las especies con más de 90 individuos recolectados en el muestreo real (Tablas 5). Esto dio a conocer, a *grosso modo*, el método de muestreo simulado que más se aproximaba a la estimación real de Ab y Fr.

Una comparación sistemática entre los muestreos simulados, tomando como referencia el muestreo real, se realizó mediante el análisis de conglomerados. Para ello, las matrices obtenidas para #indiv, S, H, FrA, AbA, FrE (Tablas 3, 4, 5, 6, 9) fueron transformadas proporcionalmente, dividiendo los valores de cada muestreo simulado entre el valor correspondiente obtenido a partir del muestreo real. Se calculó la distancia euclidiana entre los conjuntos de datos analizados para cada tipo de muestreo (*Distancia, Tiempo, Aleatorio, Parches*). A partir de las matrices de distancia se construyeron árboles o dendogramas de conglomeración jerárquica, usando la distancia euclidiana promedio (UPGMA) como criterio de agrupación. El coeficiente de correlación cofenética (ccc), en cada caso, permitió conocer la solidez con la cual cada dendograma representó las diferencias o similitudes entre los conjuntos de datos (Manly 2005).

Resultados

Muestreos reales y simulados

Los muestreos reales mostraron que los sitios más visitados en el volcán La Malintzin fueron, en orden descendente, 1, 4, 5, 2, 7, 6, 3 y 8 (Tabla 1 y Figura 1). Los cuales correspondieron en algunos casos con los sitios de mayor producción (ProdTray) que fueron, en orden descendente, 1, 7, 4, 5, 2 y 6 (Tabla 1 y Figura 1). Los sitios 8 y 3 no se incluyeron en la lista anterior, pues sólo se visitaron en una ocasión.

La simulación de muestreos bajo los cuatro criterios definidos (*Distancia*, *Tiempo*, *Aleatorio* y *Parches*), se realizó para las 55 trayectorias de búsqueda registradas como muestreos reales (Figura 2).

Área muestreada

Los muestreos simulados bajo los criterios *Distancia*, *Tiempo* y *Aleatorio*, cubrieron en promedio 23.3 % del área abarcada por los muestreos reales (Tabla 3). Mientras los muestreos simulados bajo el criterio *Parches*, cubrieron en promedio 16.2 % del área abarcada por los muestreos reales. Al comparar las áreas muestreadas en las diferentes simulaciones, se encontró que el área abarcada por *Parches* fue 26 % menor al área abarcada por el resto de las simulaciones (Tabla 3).

Parámetros ecológicos

Los parámetros ecológicos estimados a partir de los resultados de muestreos simulados aunque presentaron diferencias entre sí, en general mantuvieron el patrón observado para los muestreos reales.

En el caso del número de lotes (individuos), el muestreo por *Parches* estimó un mayor número para la mitad de los sitios visitados (1, 5, 6 y 8). Para el resto de las simulaciones la estimación de un mayor número de individuos sólo se observó en *Distancia* sitio 3, *Aleatorio* sitio 7, y *Tiempo* sitios 2 y 4 (Tabla 3). Y consecuentemente, el número total de individuos estimado en todos los sitios, fue mayor en el muestreo por *Parches* que en el resto de las simulaciones (Tabla 3). El análisis de conglomerados fue congruente con tales observaciones, pues agrupó *Parches* y *Tiempo* en un aglomerado distinto al que agrupó *Distancia* y *Aleatorio* (Figura 3).

Riqueza (S)

Los sitios con mayor riqueza de especies fueron, en orden descendente según los muestreos reales, 1, 5, 4, 2, 7, 6, 8 y 3 (Tabla 4). Aunque, en general, la riqueza estimada se mantuvo relativamente constante en cada simulación, dicho parámetro fue mayor, que el resto de las simulaciones, para *Tiempo* en sitios 2 y 7, *Aleatorio* en sitios 4 y 5, y *Parches* en sitios 1, 6 y 8. Al observar la riqueza total estimada por las simulaciones, se encontró que ésta fue mayor en *Parches* (Tabla 4). El análisis de conglomerados nuevamente agrupó *Parches* y *Tiempo* en un aglomerado distinto al que agrupó *Distancia* y *Aleatorio* (Figura 4).

Índice de diversidad Shannon (H)

Los sitios con mayor diversidad de especies fueron, en orden descendente según los muestreos reales, 2, 6, 5, 4, 1, 7, 8 y 3 (Tabla 4). La diversidad estimada en cada sitio fue mayor en los muestreos reales, con excepción de las simulaciones de muestreo *Tiempo* sitio 7 y *Parches* sitios 6 y 8. Para los sitios 3 y 8, se observaron variaciones pronunciadas en los valores de diversidad estimados en cada simulación. Los valores estimados de diversidad fueron mayores, que en el resto de las simulaciones, para *Aleatorio* sitios 1 y 5, *Parches* sitios 6 y 8, y *Tiempo* sitios 2, 4 y 7. La diversidad total estimada, fue similar y mayor en las simulaciones por *Tiempo* y *Parches*, comparada con la de las simulaciones por *Distancia* y *Aleatorio* (Tabla 4). El análisis de conglomerados fue congruente con tales observaciones, pues agrupó *Parches* y *Tiempo* en un aglomerado distinto al que agrupó *Distancia* y *Aleatorio* (Figura 5).

Frecuencia y Abundancia

Respecto a los muestreos reales, tanto la frecuencia (FrA) como la abundancia (AbA) absolutas estimadas para las especies recolectadas, se mantuvieron relativamente constantes y en proporción al área muestreada en cada simulación (Tablas 5 y 6). El caso de *Parches* fue la excepción, dado que los valores de FrA y AbA casi (xelhuas y xotoma) siempre fueron mayores a los esperados, según la proporción que correspondería con el área muestreada en dicha simulación.

Las especies con mayor FrA fueron tlapitzal, izquilo, xelhuas, chilnanacatl, xotoma, xocoyoli y xilona (Tabla 5). Mientras las especies con mayor AbA fueron tlapitzal, izquilo, chilnanacatl, xilona, xelhuas, xocoyoli y xotoma (Tabla 6). El análisis de conglomerados para FrA y AbA agrupó de manera consistente los muestreos simulados bajo un mismo

conglomerado, el cual se subdividió en un grupo formado únicamente por *Parches* y en otro grupo formado por *Distancia*, *Tiempo* y *Aleatorio* (Figuras 6 y 7).

A diferencia del patrón hasta ahora observado, con relación a los muestreos reales, la frecuencia (FrR) y abundancia (AbR) relativas, aunque se mantuvieron relativamente constantes, no siempre se mostraron en proporción al área muestreada en cada simulación (Tablas 7 y 8). En cambio, se encontró en repetidas ocasiones que las simulaciones sobreestimaron los valores de los muestreos reales. Siendo los casos para la FrR, las simulaciones por *Distancia* (izquilo, xelhuas, chilnanacatl, xilona), *Tiempo* (izquilo, xelhuas, xotoma, xilona), *Aleatorio* (tlapitzal, izquilo, xilona, xocoyoli), y *Parches* (tlapitzal, xilona) (Tabla 7). Y siendo los casos para la AbR, las simulaciones por *Distancia* (izquilo, xelhuas, xilona), *Tiempo* (tlapitzal, xelhuas, xilona, xotoma), *Aleatorio* (tlapitzal, xelhuas, xilona), y *Parches* (tlapitzal, xelhuas, xilona, xocoyoli, xotoma) (Tabla 8).

En correspondencia con FrA y AbA, las especies con mayor FrR en el muestreo real fueron tlapitzal, izquilo, xelhuas, chilnanacatl, xotoma, xocoyoli y xilona (Tabla 7), mientras que las especies con mayor AbR fueron tlapitzal, izquilo, chilnanacatl, xilona, xelhuas, xocoyoli y xotoma (Tabla 8).

La frecuencia espacial (FrE) de las especies, con relación a los muestreos reales, se mantuvo constante y en proporción al área muestreada en cada simulación (Tabla 9). Las diferencias en la FrE estimada por cada simulación, siempre señalaron que alguno de los muestreos simulados omitió la presencia de una especie en un sitio. Los únicos casos para los cuales no se cumple lo anterior, fueron las simulaciones por *Distancia* (xotoma) y *Tiempo* (xotoma), en las cuales se omitió la presencia de dicha especie en cuatro sitios. Las simulaciones más apegadas a los muestreos reales, según el número de ocasiones en que la FrE simulada difirió de la real, fueron *Tiempo* (xotoma), *Distancia* (xotoma, xelhuas), *Aleatorio* (izquilo, xotoma, xelhuas), *Parches* (xotoma, chilnanacatl, xilona). Sin embargo, el análisis de conglomerados agrupó a *Parches* y *Distancia* en un conglomerado distinto al que colocó *Tiempo* y *Aleatorio*. Tlapitzal y xocoyoli fueron las únicas especies cuya FrE no varió a lo largo de ningún tipo de muestreo (Tabla 9).

El número de *traysectos* en los que se encontró cada especie se mantuvo relativamente constante a lo largo de cada simulación, siendo mayor para *Distancia* (chilnanacatl), *Tiempo* (izquilo) y *Parches* (tlapitzal, xelhuas y xocoyoli) (Tabla 10).

Discusión

En cuanto a la producción (ProdTray) de cada sitio, cabe mencionar que el sitio 1, a pesar de localizarse en el extremo opuesto de San Isidro Buensuceso (Figura 1), fue preferido por los recolectores debido a que, según mencionaron, en éste eran abundantes los hongos. Esto coincidió con el hecho de ser el sitio que más kilogramos de hongos rindió por trayectoria de búsqueda realizada. Aunque los sitios 8 y 3 debieron ser visitados en más ocasiones para poder hacer interpretaciones sobre su producción, la cercanía del sitio 8 con el sitio 1 (Figura 1) permite considerar que la producción observada en ambos (Tabla 1) probablemente está relacionada con el área que ocupan dentro del volcán.

En tanto al área muestreada en las simulaciones por *Distancia*, *Tiempo* y *Aleatorio*, la proporción que definió el número de *traysectos*, uno de 250 m de longitud por cada kilómetro recorrido, fue en promedio 1.7 % menor a la esperada (25 %). Lo cual se debió a que la distancia recorrida en las trayectorias fue de kilómetros y fracción. El área muestreada con *traysectos* colocados sobre *Parches*, a pesar de representar sólo el 16.2 % del área real muestreada, no afectó la estimación de los parámetros ecológicos estudiados, los cuales resultaron en muchas ocasiones, los más apegados a las estimaciones de los muestreos reales. Los altos coeficientes de correlación cofenética calculados, confirmaron la solidez de las representaciones gráficas de dicha similitud (Figuras 4, 5, 6, 7 y 8). Esto permite sugerir que el analizar, bajo el criterio de *Parches* presentado, conjuntos de datos obtenidos al registrar trayectorias de búsqueda hongos, puede ser de gran utilidad para identificar zonas con potencial para ser conservadas economizando tiempo y esfuerzo.

Se encontró que el número de visitas a cada sitio, estuvo relacionado con la producción y riqueza estimados (Tabla 11). El sitio 1 fue el que más kilogramos por trayectoria rindió (ProdTray) y fue también el más rico en especies (Tablas 1 y 3). Esto concuerda con las preferencias por visitarlo, según informes de los recolectores. Un caso similar se observó para los sitios 4 y 5, los cuales se encontraron entre los más visitados y con una producción y riqueza de especies altas. Por su parte, los sitios 2 y 7, aunque visitados en un menor número de ocasiones, presentaron una riqueza relativamente alta, y una productividad mediana y alta, respectivamente. Estos lugares, dadas sus características, podrían ser manejados sustentablemente por los hongueros. *Amaranthus*

& Pilz (1996) describen cómo es posible realizar esto de manera sustentable para la recolección de hongos.

En cuanto a la diversidad de especies estimada, se observó poca relación entre ésta y el resto de los parámetros estimados en los muestreos reales (Tabla 11). Lo cual es probable que esté relacionado con la FrR estimada en cada caso. La consistencia con que se guardaron las proporciones de FrA, AbA y FrE, a lo largo de los muestreos simulados (Tablas 5, 6 y 9), demostró que las simulaciones realizadas en MATLAB 7.0 ® funcionaron correctamente. Para los casos FrR y AbR se cree que la variación de cada tipo de simulación, en la ubicación de los *traysectos* a lo largo de las trayectorias, tuvo un efecto sobre el número total de individuos y esporomas de todas las especies registrados. Lo cual evitó que FrR y AbR, respectivamente, se mantuvieran en proporción al área muestreada (Tablas 7 y 8).

Las especies más recolectadas fueron tlapitzal, izquilo, xelhuas, chilnanacatl, xotoma, xocoyoli y xilona, de acuerdo con la FrA y FrR estimadas en los muestreos reales. Mientras que las especies de las cuales se obtuvo mayor número de esporomas fueron tlapitzal, izquilo, chilnanacatl, xilona, xelhuas, xocoyoli y xotoma, de acuerdo a la AbA y AbR estimadas en los muestreos reales. Lo anterior muestra que el número de individuos identificados no siempre corresponde con el número de esporomas recolectados, por lo cual se calculó la relación entre estos (individuos / esporomas) para las especies más recolectadas (Tabla 12). Esto permitió identificar que xelhuas y xotoma son las especies para las cuales casi siempre se recolecta un esporoma por lote (individuo) localizado, mientras que para chilnanacatl se recolectan alrededor de dos esporomas por individuo localizado, y para izquilo, tlapitzal, xilona y xocoyoli se recolectan de tres a más esporomas por individuo localizado.

Los resultados encontrados para FrE parecen indicar que la especie xotoma tiene una distribución poco ubicua, pues en dos de los cuatro muestreos simulados no se encontró. El resto de las especies parecen distribuirse de manera ubicua a lo largo de los sitios visitados, siendo los mejores ejemplos tlapitzal y xocoyoli, presentes en todos los sitios y muestreados en todas las ocasiones (Tabla 9).

Nuevamente, se confirmó que la simulación por *Parches* fue la que siguió el criterio más apropiado para colocar los *traysectos*, debido a que independientemente de

haber colocado menor número de éstos sobre las trayectorias, fue posible muestrear las especies recolectadas en proporción similar a la del resto de las simulaciones (Tabla 9).

Aunque no se realizó en esta ocasión, por considerarse fuera del objetivo de este análisis, se consideró que el desarrollo de un modelo lineal generalizado (MLG) podría ayudar a conocer el área muestreada mínima requerida, para obtener una estimación de los parámetros ecológicos calculados a partir de los registros de trayectorias de búsqueda. La elaboración de dicho modelo requeriría de repetidas simulaciones, para cada criterio descrito (*Distancia, Tiempo, Aleatorio, Parches*), en que se variara la longitud de los *traysectos* colocados sobre las trayectorias. Así se contaría con los resultados (parámetros ecológicos estimados) para un rango más amplio de áreas muestreadas.

Planes adecuados para el manejo sustentable pueden proveer oportunidades de desarrollo para comunidades marginadas. Aunque el conocimiento ecológico tradicional es un factor clave para aprovechar de manera sustentable los recursos forestales en las poblaciones rurales, éste se ha ido perdiendo, ya que la concentración del desarrollo económico alrededor de los grandes centros urbanos ha mantenido a las poblaciones indígenas marginadas y ha provocado que sus pobladores migren masivamente del campo a la ciudad (Sarukhán *et al.* 2009). Esto a su vez ha propiciado la pérdida continua del conocimiento ecológico tradicional, acumulado por los pobladores de áreas rurales a lo largo de miles de años. Por estas razones y dada la acelerada tasa de desaparición de muchos ecosistemas terrestres en el planeta durante las últimas décadas, resulta vital conocer tanto los recursos forestales con que contamos como la forma de preservarlos (Berkes 1993; Ruddle 1993; Muratet, Porcher, Abadie, Poncet, Moret & Robert 2009).

El estudio de la riqueza, la diversidad y las funciones de los hongos macroscópicos en los ecosistemas, en especial de los hongos comestibles, implica lidiar con retos como la sobreexplotación comercial de estos recursos y la falta de planes de manejo sustentable para los mismos. La biología y ecología de diferentes especies de hongos comestibles debe ser estudiada en relación al grado de perturbación de los bosques, con el fin de poder desarrollar planes de manejo apropiados para su explotación (O'Dell *et al.* 1996; Molina, O'Dell, Luoma, Amaranthus, Castellano & Russell 1993). Por ello se propone la adopción del método aquí desarrollado, junto con la descripción de los tipos de vegetación presentes en las áreas de estudio, como auxiliar en el estudio de la riqueza y diversidad de hongos en los ecosistemas. Por otra parte, debe tenerse precaución para

poder interpretar los resultados obtenidos dentro de los contextos ecológico y cultural apropiados, pues la presencia de las especies recolectadas en la muestra probablemente está reflejando las preferencias personales o culturales de los recolectores acompañados y no la presencia real de dichas especies en el ecosistema. Sin embargo, el que los hongos comestibles recolectados constituyan un importante recurso alimentario y económico para los humanos da pie a considerar que éstos conocen bien la distribución de dichos recursos forestales.

Finalmente, es preciso mencionar que la validez o utilidad del método aquí empleado (simulación de muestreos y estimación de parámetros ecológicos a partir de los registros de trayectorias de búsqueda) dependerá de los propósitos de cada investigación. Es decir, aunque dicho método podría ser apropiado para monitorear y proponer planes de manejo sustentable para los hongos comestibles recolectados, podría ser menos útil para los biólogos o micólogos interesados en inventariar minuciosamente toda la diversidad de especies de hongos macroscópicos.

Literatura

- Amaranthus M & Pilz D (1996) Productivity and sustainable harvest of wild mushrooms. En Pilz D. & R. Molina (eds.) Managing forest ecosystems to conserve fungus diversity and sustain wild mushroom harvests. General Technical Report PNW-GTR-371. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, OR. 42-61 pp.
- Arora D & Shepard GH (2008) Mushroom and economic botany. *Economic Botany* 62: 207-212.
- Balice RG, Jarmie N & Rogers FJ (1997) Distribution and diversity of fungal species in and adjacent to the Los Alamos National Laboratory. Technical Report LA-13385-MS / UC-908 and UC-902. Los Alamos National Laboratory. Los Alamos, NM. 47 p.
- Berkes F (1993) Traditional ecological knowledge in perspective. En Inglis JT (ed.) Traditional ecological knowledge: concepts and cases. International Program on Traditional Ecological Knowledge and International Development Research Center. Ottawa, Canada. 1-10 pp.
- Boa E (2004) Wild edible fungi: a global overview of their use and importance to people. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Non-wood forest products 17, Forestry Department, Rome. 147 p.
- Cannon PF (1997) Strategies for rapid assessment of fungal diversity. *Biodiversity and Conservation* 6: 669-680.
- Estrada-Martínez E, Guzmán G, Cibrián TD & Ortega PO (2009) Contribución al conocimiento etnomicológico de los hongos comestibles silvestres de mercados regionales y comunidades de la Sierra Nevada (México). *Interciencia* 34: 25-33.
- Garibay-Orijel R (2006) Análisis de la relación entre la disponibilidad del recurso fúngico y la importancia cultural de los hongos en los bosques de pino-encino de Ixtlán-Oaxaca. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 131 p.
- Hawksworth DL & Mueller GM (2005) Fungal communities: their diversity and distribution. En Dighton J, White JF, Oudemans P (eds.) *The fungal community: its organization and role in the ecosystem*. 3ª ed. Marcel Dekker, New York. 27-37 pp.
- Hellier A, Newton AC & Ochoa GS (1999) Use of indigenous knowledge for rapidly assessing trends in biodiversity: a case study from Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 8: 869-889.

- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) (2005) Mapa Nacional por División Estatal. Estados Unidos Mexicanos. Marco Geoestadístico Nacional. www.cuentame.inegi.org.mx
- MacQueen JB (1967) Some methods for classification and analysis of multivariate observations. Proceedings of 5th Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability. Berkeley, University of California Press. 1: 281-297.
- Manly BFJ (2005) Multivariate statistical methods: a primer. 3rd ed. Chapman & Hall. Boca Raton, FL. 214 p.
- Martin GJ (1995) Ethnobotany: a methods manual. Series: People and Plants Conservation Manuals. Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF). Chapman & Hall, London. 268 p.
- Molina R, O'Dell T, Luoma D, Amaranthus M, Castellano M & Russell K (1993) Biology, ecology, and social aspects of wild edible mushrooms in the forests of the Pacific Northwest: a preface to managing commercial harvest. General Technical Report PNW-GTR-309. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, OR. 42 p.
- Montoya A, Kong A, Estrada-Torres A, Cifuentes J & Caballero J (2004) Useful wild fungi of La Malinche National Park, México. Fungal Diversity 17: 115-143.
- Montoya A (2005) Aprovechamiento de los hongos silvestres comestibles en el Volcán La Malinche, Tlaxcala. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 159 p.
- Mueller GM & Schmit JP (2007) Fungal biodiversity: what do we know? What can we predict? Biodiversity and Conservation 16: 1-5.
- Mueller GM, Halling RE, Carranza J, Mata M & Schmit JP (2006) Saprotrophic and ectomycorrhizal macrofungi of Costa Rican oak forests. En Kappelle M (ed) Ecology and conservation of neotropical montane oak forests. Series: Ecological Studies. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 55-68 pp.
- Mueller GM, Schmit JP, Leacock PR, Buyck B, Cifuentes J, Desjardin DE, Halling RE, Hjortstam K, Iturriaga T, Larsson KH, Lodge DJ, May TW, Minter D, Rajchenberg M, Redhead SA, Ryvarden L, Trappe JM, Watling R & Wu Q (2007) Global diversity and distribution of macrofungi. Biodiversity and Conservation 16: 37-48.
- Muratet A, Porcher E, Abadie J-C, Poncet L, Moret J, Robert A (2009) Use of extensive habitat inventories in biodiversity studies. Biodiversity and Conservation 18: 3115-3125.

- O'Dell TE, Smith JE, Castellano M & Luoma D (1996) Diversity and conservation of forest fungi. En Pilz D. & R. Molina (eds.) Managing forest ecosystems to conserve fungus diversity and sustain wild mushroom harvests. General Technical Report PNW-GTR-371. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, OR. 5-18 pp.
- Pacheco-Cobos L, Rosetti M & Hudson R (2009) A new method for tracking pathways of humans searching for wild, edible fungi. *Micologia Aplicada International* 21: 77-87.
- Pacheco-Cobos L, Rosetti M, Cuatianquiz C & Hudson R (en prensa) Sex differences in mushroom gathering: men expend more energy to obtain equivalent benefits. *Evolution and Human Behavior*.
- Pilz D. & R. Molina (Eds.) (1996) Managing forest ecosystems to conserve fungus diversity and sustain wild mushroom harvests. General Technical Report PNW-GTR-371. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, OR. 104 p.
- Rossman AY, Tulloss RE, O'Dell TE & Thorn RG (1998) Protocols for an all taxa biodiversity inventory of fungi in a Costa Rican conservation area. Parkway Publishing Inc. Boone, NC. 195 p.
- Ruddle K (1993) The transmission of traditional ecological knowledge. En Inglis JT (ed.) Traditional ecological knowledge: concepts and cases. International Program on Traditional Ecological Knowledge and International Development Research Center. Ottawa, Canada. 17-32 pp.
- Saruhkán J, Halffter G, Kolef P, González R, Carabias J, March A, Sobreón J, Mohar A, Dirzo R, Anta S, Llorente-Bousquets J & de la Maza J (2009) Capital natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. 100 p.
- Servicio Meteorológico Nacional (2010) Consulta de reportes de temperatura y precipitación media mensual y diaria por entidad federativa. <http://smn.cna.gob.mx/>
- Schmit JP, Murphy JF & Mueller GM (1999) Macrofungal diversity of a temperate oak forest: a test of species richness estimators. *Canadian Journal of Botany* 77: 1014-1027.
- Schmit JP & Lodge DJ (2005) Classical methods and modern analysis for studying fungal diversity. En Dighton J, White JF, Oudemans P (eds.) *The Fungal Community. Its*

- Organization and Role in the Ecosystem. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL. 193-214 pp.
- Schwarz GE (1978) Estimating the dimension of a model. *Annals of Statistics* 6: 461–464.
- Smith DA (2003) Participatory mapping of community lands and hunting yields among the Bugle of western Panama. *Human Organization* 62: 332-343.
- Villers RL, Rojas GF, & Tenorio LP (2006) Guía botánica del parque nacional Malinche, Tlaxcala-Puebla. México D.F. Universidad Nacional Autónoma de México. 196 p.
- Zurayk R, el-Awar F, Hamadeha S, Talhouk S, Sayegh C, Chehab A-G & al Shab K (2001) Using indigenous knowledge in land use investigations: a participatory study in a semi-arid mountainous region of Lebanon. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 86: 247–262.

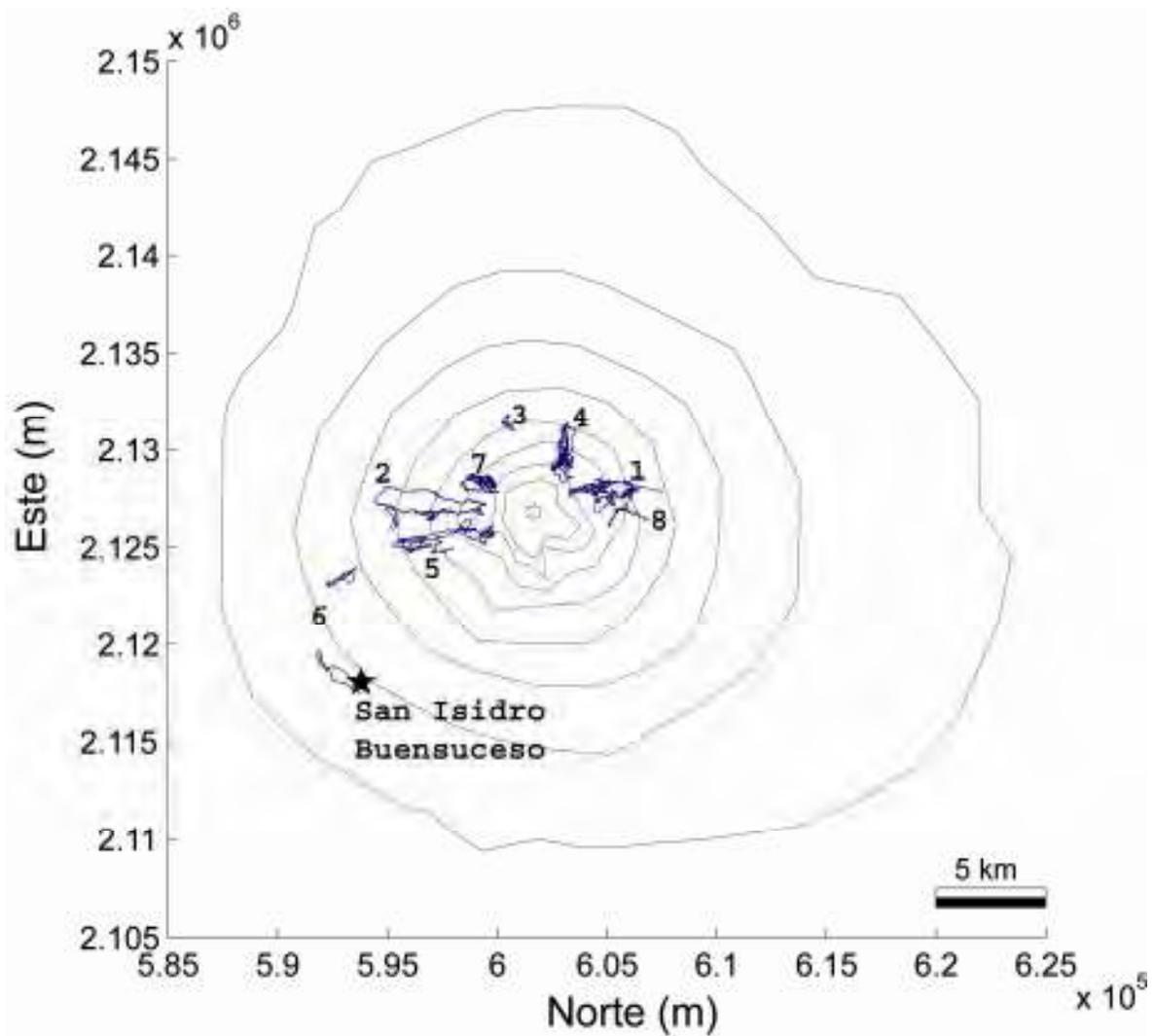


Figura 1. Sitios visitados y trayectorias de búsqueda registradas en el volcán La Malintzin. Curvas de nivel cada 200 m (2600-4000 m altitud). Norte y Este referenciados dentro de la zona geográfica 14Q en el sistema de coordenadas UTM. Mapa de los Estados Unidos Mexicanos modificado de INEGI (2005).

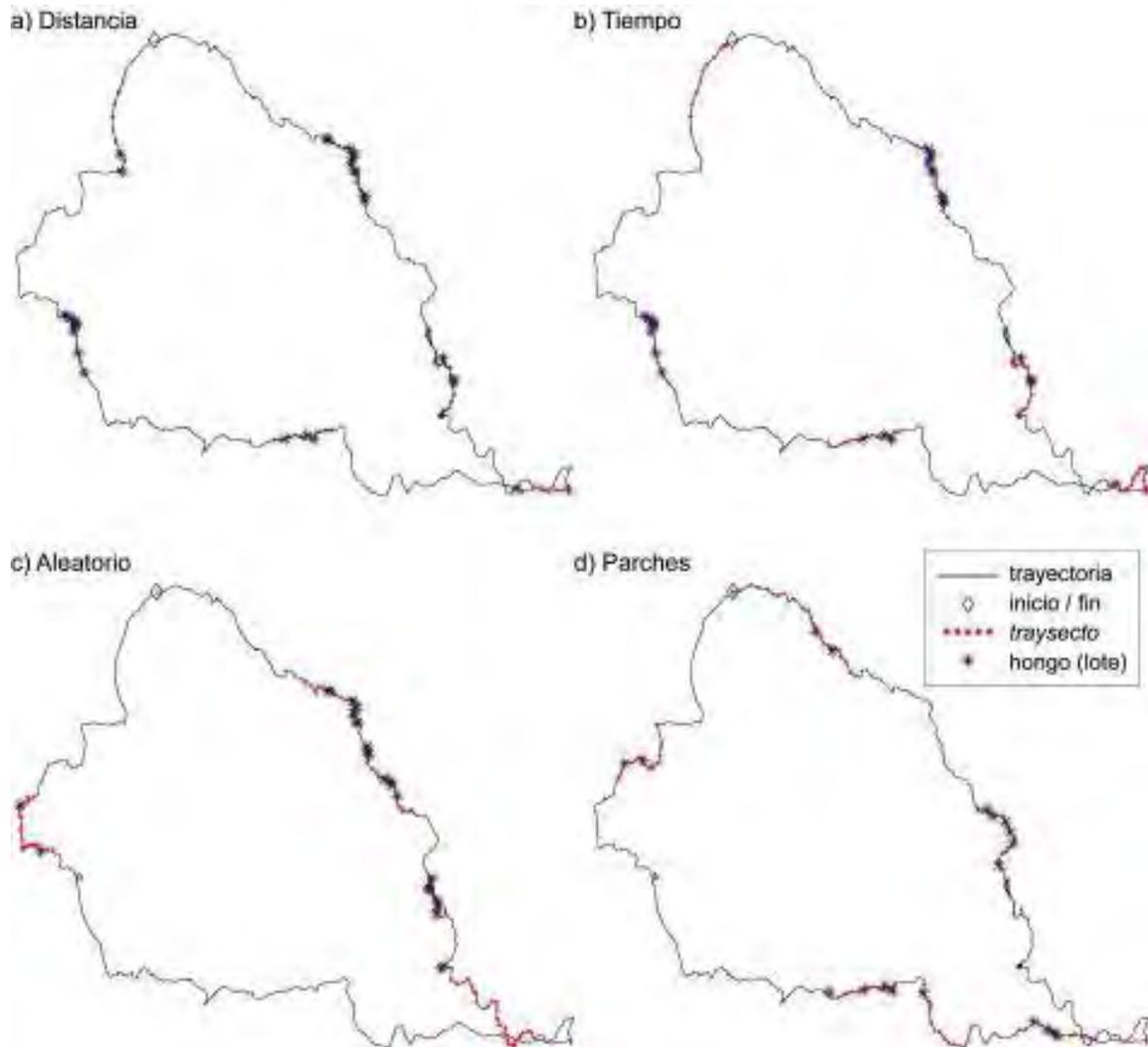


Figura 2. Ejemplos de los muestreos simulados sobre una trayectoria de búsqueda. En **a**, **b** y **c** el número de *traysectos* colocados dependió de la distancia recorrida (uno por cada kilómetro), y sólo se varió la posición espacial en la que estos fueron colocados. En **d** el número de *traysectos* colocados sobre la trayectoria dependió del número de conglomerados identificados por el algoritmo *k-means* (véase Métodos).

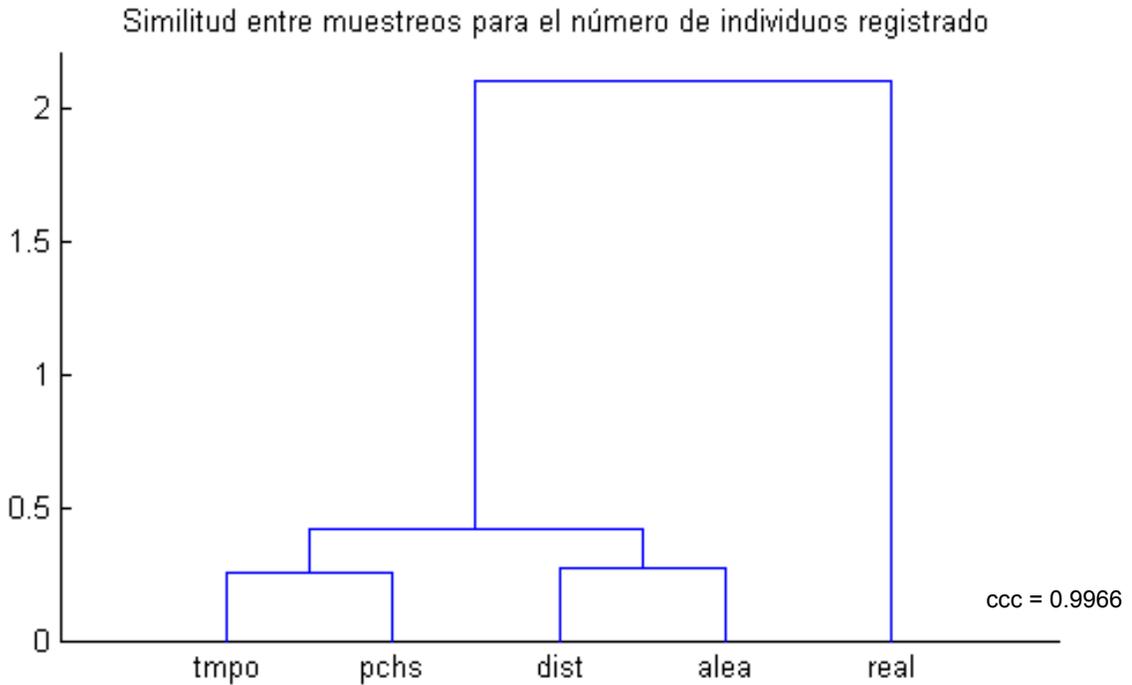


Figura 3. Dendograma de similitud para el lotes (#indiv) registrado por cada muestro simulado, en relación al muestreo real.

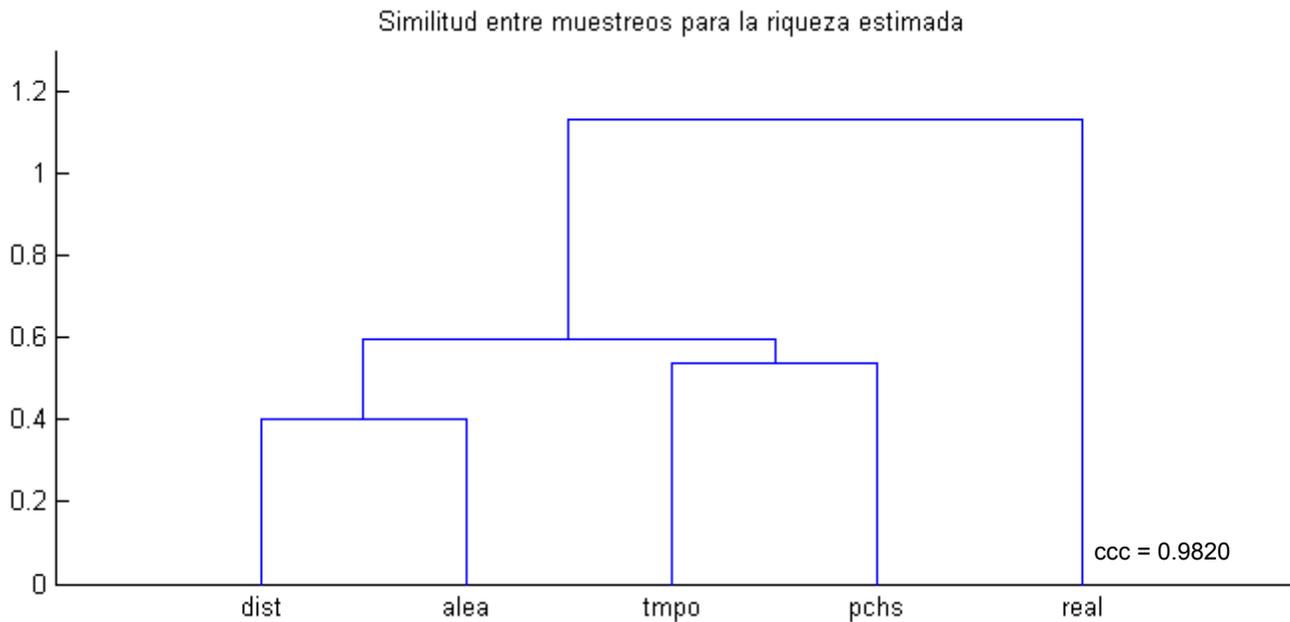


Figura 4. Dendograma de similitud para la riqueza estimada por cada muestro simulado, en relación al muestreo real.

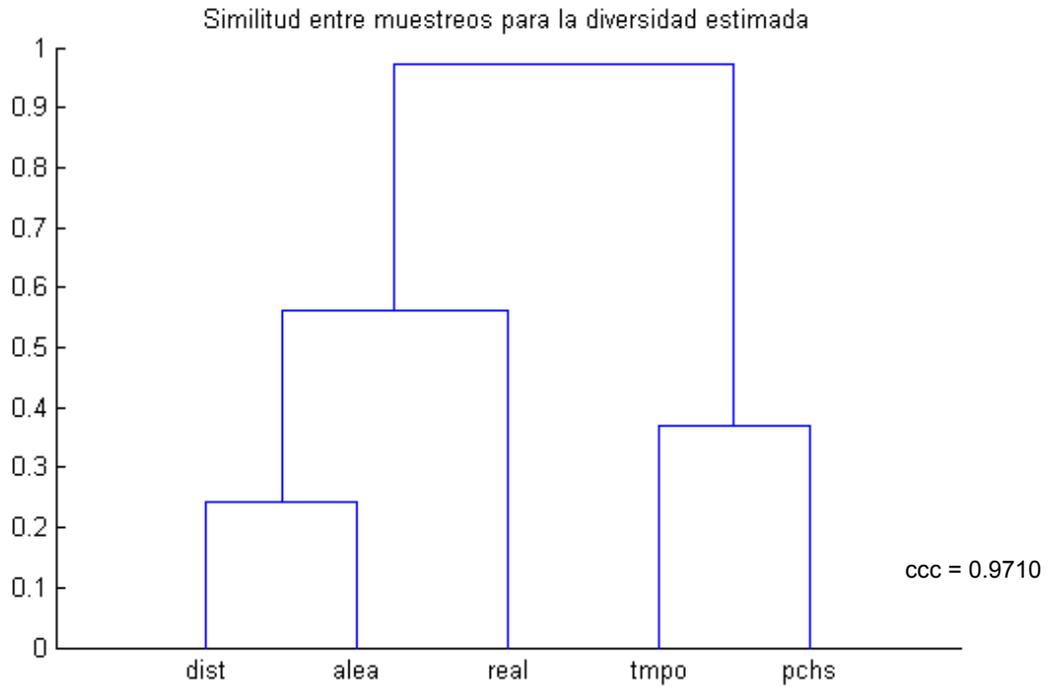


Figura 5. Dendrograma de similitud para la diversidad estimada por cada muestro simulado, en relación al muestreo real.

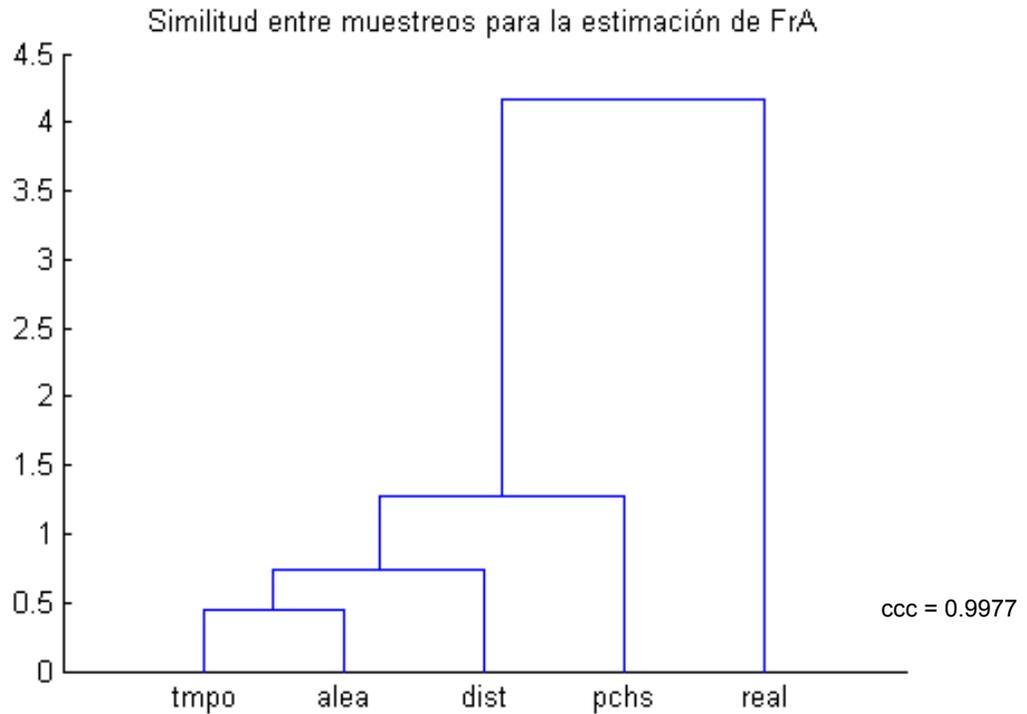


Figura 6. Dendrograma de similitud para la FrA estimada por cada muestro simulado, en relación al muestreo real.

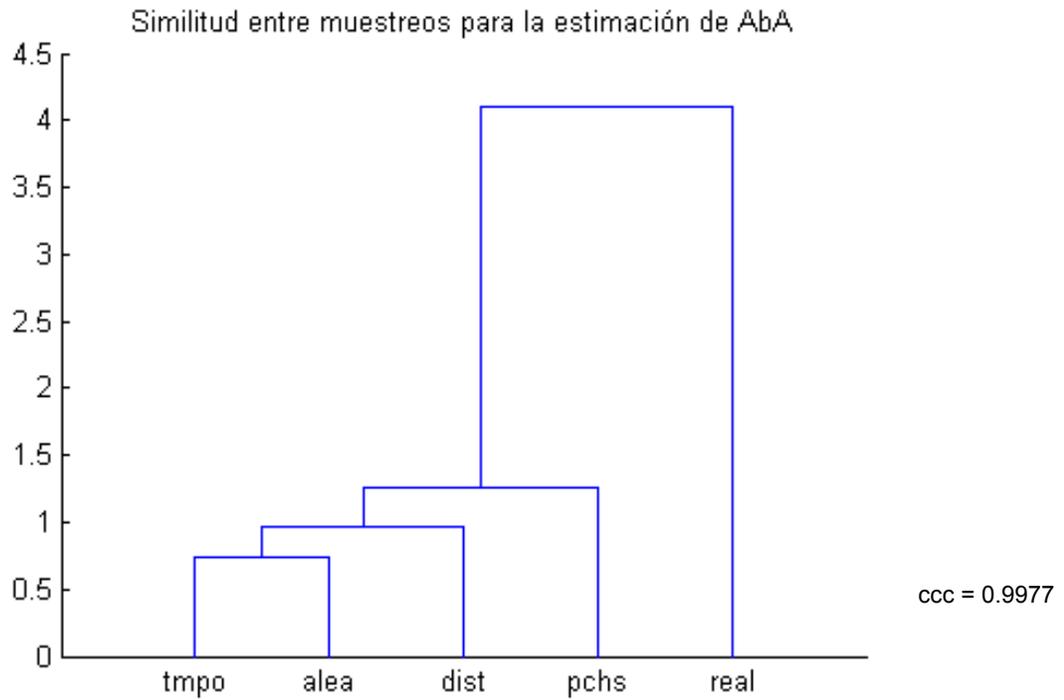


Figura 7. Dendrograma de similitud para la AbA estimada por cada muestro simulado, en relación al muestreo real.

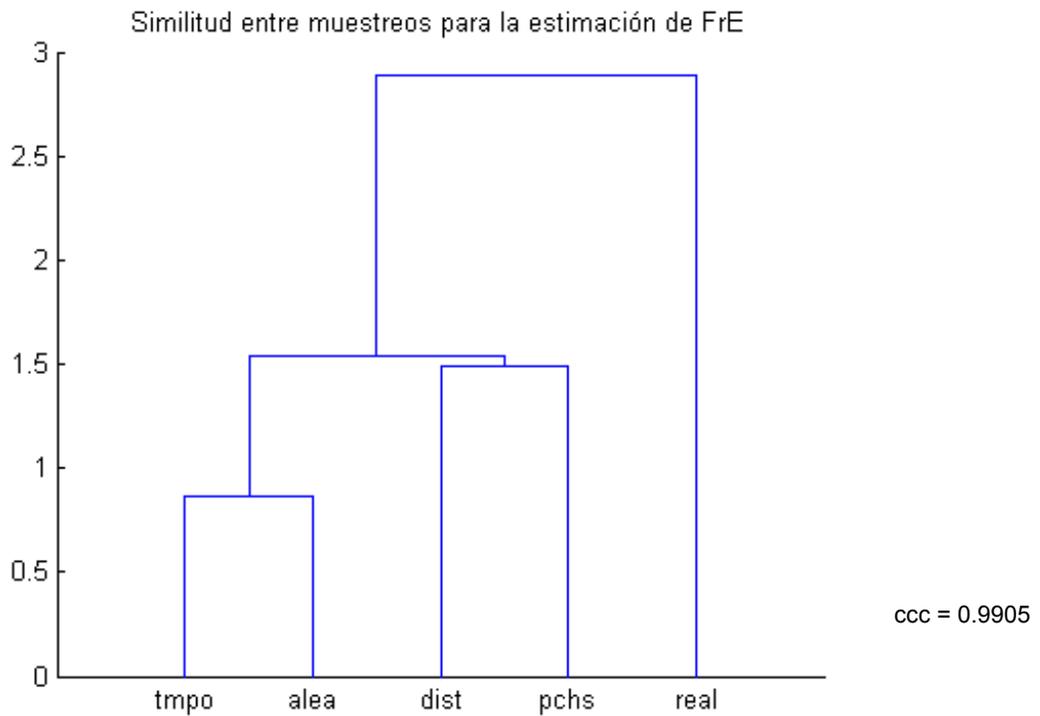


Figura 8. Dendrograma de similitud para la FrE estimada por cada muestro simulado, en relación al muestreo real.

Tabla 1. Trayectorias de búsqueda registradas

Fecha		Sitio								tot
		1	2	3	4	5	6	7	8	
2005	sep	1			1				1	3
	oct	1				1				2
2006	jun						2			2
	ago	2	3		2					7
	sep	3			2			2		7
2007	oct				2	2				4
	may		1							1
	jun	4			2	2				8
	jul		2	1	2	4		4		13
	ago					2				2
	sep				2		2	2		6
ProdTray (kg)		5.7	1.7	0.8	3.9	2.4	0.9	4.8	10	
# visitas		7	4	1	7	6	2	4	1	
# trayectorias		11	6	1	13	11	4	8	1	55

Tabla 2. Nombres comunes y científicos de las especies de hongos silvestres comestibles recolectadas

Clave	Abreviación	Nahuatl	Español	Especie
1	'ayox'	ayoxochitl	flor de calabaza, yemita	<i>Amanita caesarea</i> (Scop.) Pers. / <i>A. franchetii</i> (Buod.) Fayod
2	'bate'	bate		No recolectada
3	'calt'		cailita, micailita, canelita	<i>Tricholoma equestre</i> (L.) P. Kumm.
4	'chin'	chilnanacatl	enchilada, hongo de chile	<i>Lactarius salmonicolor</i> R. Heim & Leclair.
5	'cutx'	cuatecax, tecax	trompa de cochino	<i>Russula</i> spp.: <i>R. delica</i> Fr., <i>R. brevipes</i> Peck, <i>R. romagnesiana</i> Shaffer.
6	'gabl'	gachupi	charrito blanco	<i>Helvella crispa</i> (Scop.) Fr.
7	'gabr'	gachupi	charrito blanco o negro	<i>Helvella</i> spp.: <i>H. crispa</i> (Scop.) Fr., <i>H. lacunosa</i> Afzel.
8	'gane'	gachupi, cuatli	charrito negro	<i>Helvella lacunosa</i> Afzel.
9	'huex'	huexonanacatl		No recolectada
10	'izql'	izquilo	oreja de ratón	<i>Clitocybe gibba</i> (Pers.) P. Kumm.
11	'mant'		mantecada	<i>Amanita rubescens</i> (Pers.) Gray
12	'ocxl'	ocoxal	coyotito	<i>Hebeloma mesophaeum</i> (Pers.) Quéf.
13	'olon'	olonanacatl, olote	mazorca	<i>Morchella</i> spp.: <i>M. conica</i> Pers., <i>M. esculenta</i> (L.) Pers.
14	'pops'	poposo	panza	<i>Suillus pseudobrevipes</i> A.H. Smith et Thiers
15	'tcsa'	tecosa	tecosa - amarillo	<i>Cantharellus cibarius</i> Fr.
16	'tlpxt'	tlapalxotoma	pante rosa	<i>Boletus atkinsonii</i> Peck
17	'tlpz'	tlapitzal	corneta	<i>Gomphus floccosus</i> (Schwein.) Singer.
18	'tltc'	tlapaltecosa	tecosa - morado	<i>Chroogomphus jamaicensis</i> (Murrill) O.K. Mill.
19	'totel'	totoltenanacatl		<i>Agaricus campestris</i> L.
20	'totm'	totomoch		<i>Clitocybe squamulosa</i> (Pers.) Fr.
21	'xelh'	xelhuas	escobeta - amarilla, de durazno de rosa, de encino, café morada	<i>Ramaria</i> spp.: <i>Ramaria rubrievanescentes</i> Marr & D.E. Stuntz, <i>Ramaria bonii</i> Estrada. <i>R. rubripermanens</i> Marr & D.E. Stuntz
22	'xiln'	xilona	señorita, güerita, blanquita, poblanita	<i>Hygrophorus chrysodon</i> (Batsch) Fr.
23	'xitb'	xiteburo, cefamile	hongo de casquillo, huevito	<i>Lycoperdon perlatum</i> Pers.
24	'xocy'	xocoyoli, xococoyoli		<i>Laccaria trichodermophora</i> G.M. Muell.
25	'xolt'	xoletl, xoletes	hongo blanco	<i>Lyophyllum decastes</i> (Fr.) Singer.
26	'xotm'	xotoma	pante, panza, pancita pata de elefante, pata gorda	<i>Boletus</i> spp.: <i>B. atkinsonii</i> Peck, <i>B. pinophilus</i> Pilát & Dermek, <i>B. variipes</i> Peck.
		xotoma blanco	pante güero	<i>Boletus pinophilus</i> Pilát & Dermek
27	'xotx'	xotlalix, tetecuilitl		<i>Armillaria mellea</i> (Vahl) P. Kumm.

Tabla 3. Área muestreada (m²) y Número de lotes registrado (#indiv)

Muestreos						
m²	Sitio	Real Trayectorias	Simulados Distancia	Tiempo	Aleatorio	Parches
	1		83827.3	19500	19500	19500
2		55364.3	13000	13000	13000	6000
3		5579.9	1250	1250	1250	1000
4		112007.4	26000	26000	26000	15250
5		68958.2	16250	16250	16250	11250
6		25275.3	5750	5750	5750	5250
7		46797.8	10750	10750	10750	9750
8		8058.2	2000	2000	2000	1500
Total		405868.4	94500	94500	94500	65750
#indiv						
1		609	173	194	127	207
2		139	23	42	38	39
3		15	6	1	3	2
4		595	144	186	171	157
5		444	92	102	109	160
6		117	20	28	19	46
7		642	162	143	184	182
8		34	8	13	4	17
Total		2595	628	709	655	810

Tabla 4. Riqueza (S) y Diversidad (H) estimadas

Muestreos						
Sitio	Real Trayectorias	Simulados Distancia	Tiempo	Aleatorio	Parches	
<u>S</u>						
1	21	15	13	13	17	
2	19	10	14	12	11	
3	3	2	1	2	1	
4	19	13	13	14	11	
5	20	12	11	19	12	
6	16	11	9	9	14	
7	17	12	16	12	11	
8	6	2	3	2	4	
Total	26	21	22	23	24	
<u>H</u>						
1	1.88	1.74	1.63	1.75	1.73	
2	2.40	2.08	2.22	2.03	1.89	
3	0.76	0.64	0.00	0.64	0.00	
4	2.03	1.87	2.02	1.86	1.80	
5	2.25	2.04	1.90	2.14	1.94	
6	2.32	2.22	2.10	1.98	2.33	
7	1.73	1.65	1.87	1.74	1.57	
8	0.91	0.38	0.69	0.56	0.92	
Total	2.18	2.03	2.08	2.04	2.06	

Tabla 5. Frecuencia absoluta (FrA = total individuos sp_i)

Muestreos					
Especie	Real Trayectorias	Simulados			
		Distancia	Tiempo	Aleatorio	Parches
'ayox'	9	2	1	2	1
'bate'	0	0	0	0	0
'calt'	36	8	9	9	11
'chin'	229	57	55	53	58
'cutx'	13	1	4	2	2
'gabl'	34	3	6	3	14
'gabn'	26	9	8	8	6
'gane'	9	3	2	3	3
'huex'	1	0	0	0	0
'izql'	689	199	206	176	214
'mant'	8	2	1	1	2
'ocxl'	44	6	4	5	10
'olon'	11	0	5	3	2
'pops'	6	0	1	1	4
'tcsa'	37	9	9	9	8
'tlpxt'	4	2	0	0	2
'tlpz'	735	166	194	212	266
'tltc'	8	1	1	1	8
'totel'	1	0	0	0	0
'totm'	36	10	9	11	7
'xelh'	275	73	84	66	82
'xiln'	94	24	32	34	36
'xitb'	37	6	8	6	2
'xocy'	106	22	25	29	32
'xolt'	26	3	7	5	3
'xotm'	116	22	38	15	35
'xotx'	5	0	0	1	2

Tabla 6. Abundancia absoluta (AbA = total esporomas sp_i)

Muestreos					
Especie	Real Trayectorias	Simulados		Aleatorio	Parches
		Distancia	Tiempo		
'ayox'	12	5	1	2	1
'bate'	0	0	0	0	0
'calt'	61	15	18	13	20
'chin'	404	100	117	105	118
'cutx'	12	1	4	2	2
'gabl'	97	4	10	10	43
'gabn'	81	23	19	29	17
'gane'	14	7	2	4	4
'huex'	1	0	0	0	0
'izql'	2066	568	588	541	623
'mant'	3	2	1	1	2
'ocxl'	119	19	13	22	38
'olon'	24	0	7	3	2
'pops'	14	0	2	1	12
'tcsa'	86	29	21	22	14
'tlpxt'	9	5	0	0	5
'tlpz'	2429	567	720	673	858
'tltc'	20	1	1	10	12
'totel'	2	0	0	0	0
'totm'	107	31	18	48	15
'xelh'	351	117	143	104	118
'xiln'	372	108	114	155	165
'xitb'	52	12	21	12	4
'xocy'	294	48	72	66	111
'xolt'	121	36	25	17	35
'xotm'	121	29	53	18	44
'xotx'	28	0	0	1	4

Tabla 7. Frecuencia relativa (FrR = FrA / # total individuos spp)

Muestreos					
Especie	Real Trayectorias	Simulados Distancia	Tiempo	Aleatorio	Parches
'ayox'	0.003	0.003	0.001	0.003	0.001
'bate'	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
'calt'	0.014	0.013	0.013	0.014	0.014
'chin'	0.088	0.091	0.078	0.081	0.072
'cutx'	0.005	0.002	0.006	0.003	0.002
'gabl'	0.013	0.005	0.008	0.005	0.017
'gabn'	0.010	0.014	0.011	0.012	0.007
'gane'	0.003	0.005	0.003	0.005	0.004
'huex'	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
'izql'	0.266	0.317	0.291	0.269	0.264
'mant'	0.003	0.003	0.001	0.002	0.002
'ocxl'	0.017	0.010	0.006	0.008	0.012
'olon'	0.004	0.000	0.007	0.005	0.002
'pops'	0.002	0.000	0.001	0.002	0.005
'tcsa'	0.014	0.014	0.013	0.014	0.010
'tlpxt'	0.002	0.003	0.000	0.000	0.002
'tlpz'	0.283	0.264	0.274	0.324	0.328
'tltc'	0.003	0.002	0.001	0.002	0.010
'totel'	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
'totm'	0.014	0.016	0.013	0.017	0.009
'xelh'	0.106	0.116	0.118	0.101	0.101
'xiln'	0.036	0.038	0.045	0.052	0.044
'xitb'	0.014	0.010	0.011	0.009	0.002
'xocy'	0.041	0.035	0.035	0.044	0.040
'xolt'	0.010	0.005	0.010	0.008	0.004
'xotm'	0.045	0.035	0.054	0.023	0.043
'xotx'	0.002	0.000	0.000	0.002	0.002

Tabla 8. Abundancia relativa (AbR = AbA / total esporomas spp)

Muestreos					
Especie	Real Trayectorias	Simulados Distancia	Tiempo	Aleatorio	Parches
'ayox'	0.002	0.003	0.001	0.001	0.000
'bate'	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
'calt'	0.009	0.009	0.009	0.007	0.009
'chin'	0.059	0.058	0.059	0.056	0.052
'cutx'	0.002	0.001	0.002	0.001	0.001
'gabl'	0.014	0.002	0.005	0.005	0.019
'gabn'	0.012	0.013	0.010	0.016	0.007
'gane'	0.002	0.004	0.001	0.002	0.002
'huex'	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
'izql'	0.299	0.329	0.298	0.291	0.275
'mant'	0.000	0.001	0.001	0.001	0.001
'ocxl'	0.017	0.011	0.007	0.012	0.017
'olon'	0.003	0.000	0.004	0.002	0.001
'pops'	0.002	0.000	0.001	0.001	0.005
'tcsa'	0.012	0.017	0.011	0.012	0.006
'tlpxt'	0.001	0.003	0.000	0.000	0.002
'tlpz'	0.352	0.328	0.365	0.362	0.378
'tltc'	0.003	0.001	0.001	0.005	0.005
'totel'	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
'totm'	0.016	0.018	0.009	0.026	0.007
'xelh'	0.051	0.068	0.073	0.056	0.052
'xiln'	0.054	0.063	0.058	0.083	0.073
'xitb'	0.008	0.007	0.011	0.006	0.002
'xocy'	0.043	0.028	0.037	0.036	0.049
'xolt'	0.018	0.021	0.013	0.009	0.015
'xotm'	0.018	0.017	0.027	0.010	0.019
'xotx'	0.004	0.000	0.000	0.001	0.002

Tabla 9. Frecuencia espacial (FrE = total de sitios con sp_i / total de sitios visitados)

Muestreos					
Especie	Real	Simulados			
	Trayectorias	Distancia	Tiempo	Aleatorio	Parches
'ayox'	0.5	0.3	0.1	0.3	0.1
'bate'	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
'calt'	0.6	0.5	0.4	0.5	0.5
'chin'	0.6	0.6	0.6	0.6	0.5
'cutx'	0.6	0.1	0.5	0.3	0.3
'gabl'	0.6	0.3	0.4	0.3	0.5
'gabn'	0.6	0.6	0.5	0.5	0.4
'gane'	0.6	0.3	0.3	0.4	0.4
'huex'	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0
'izql'	1.0	1.0	1.0	0.9	1.0
'mant'	0.3	0.3	0.1	0.1	0.1
'ocxl'	0.4	0.4	0.3	0.4	0.3
'olon'	0.6	0.0	0.5	0.4	0.1
'pops'	0.5	0.0	0.1	0.1	0.4
'tcsa'	0.8	0.6	0.5	0.6	0.4
'tlpxt'	0.1	0.1	0.0	0.0	0.1
'tlpz'	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
'tltc'	0.6	0.1	0.1	0.1	0.1
'totel'	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0
'totm'	0.8	0.4	0.4	0.5	0.4
'xelh'	0.9	0.8	0.9	0.8	0.9
'xiln'	0.6	0.6	0.6	0.6	0.5
'xitb'	0.6	0.4	0.3	0.3	0.3
'xocy'	0.8	0.8	0.8	0.8	0.8
'xolt'	0.6	0.3	0.4	0.4	0.4
'xotm'	1.0	0.6	0.6	0.9	0.9
'xotx'	0.4	0.0	0.0	0.1	0.3

Tabla 10. Número de traysectos en los que se encontró cada especie

Muestreos				
Especie	Simulados			
	Distancia	Tiempo	Aleatorio	Parches
'ayox'	2	1	2	1
'bate'	0	0	0	0
'calt'	8	7	9	9
'chin'	42	36	36	34
'cutx'	1	4	2	2
'gabl'	2	3	3	7
'gabn'	6	6	6	5
'gane'	3	2	3	3
'huex'	0	0	0	0
'izql'	78	87	85	86
'mant'	2	1	1	2
'ocxl'	4	4	5	7
'olon'	0	5	3	2
'pops'	0	1	1	4
'tcsa'	8	8	7	7
'tlpxt'	2	0	0	2
'tlpz'	76	90	92	105
'tltc'	1	1	1	4
'totel'	0	0	0	0
'totm'	7	7	8	6
'xelh'	37	46	47	54
'xiln'	17	20	20	18
'xitb'	5	7	6	2
'xocy'	18	23	21	25
'xolt'	3	7	5	3
'xotm'	16	26	13	26
'xotx'	0	0	1	2
traysectos colocados	378	378	378	263

Tabla 11. Sitios ordenados según valores estimados para muestreos reales

Gradiente	Sitios # visitas	ProdTray	Riqueza	Diversidad
mayor	1	1	1	2
	4	7	5	6
	5	4	4	5
	2	5	2	4
↓	7	2	7	1
menor	6	6	6	7

Tabla 12. Relaciones individuos / esporomas de las especies más recolectadas

Especie	FrA / AbA
'chin'	0.6
'izql'	0.3
'tlpz'	0.3
'xelh'	0.8
'xiln'	0.3
'xocy'	0.4
'xotm'	1.0

Discusión general

Relevancia del estudio

El desarrollo del método empleado para registrar trayectorias de búsqueda de hongos comestibles (Capítulo 1) constituyó una aportación metodológica considerable para el estudio de la conducta de búsqueda de recursos forestales en humanos, dado el detalle espacio-temporal con que permite registrar cada trayectoria. Haber trabajado en una comunidad de origen Nahuatl y principalmente agrícola como lo es San Isidro Buensuceso, permitió acceder a personas cuyo *conocimiento tradicional* sobre los hongos les permite obtener de éstos un beneficio alimentario o económico (Montoya *et al.* 2003).

El explorar cómo los hombres y las mujeres realizan la búsqueda de hongos, mediante el registro simultáneo de sus trayectorias, permitió confirmar una hipótesis evolutiva sobre la división del trabajo durante el forrajeo (Capítulo 2). Anteriormente, los patrones de búsqueda de recursos forestales sólo se habían descrito a partir de entrevistas estructuradas (Ladio & Lozada 2003), modelos matemáticos (Winterhalder 2001) o revisiones de patrones de asentamiento de nómadas (Brown *et al.* 2007).

La simulación de diferentes tipos de muestreo y la estimación en cada caso de la riqueza y diversidad de los hongos recolectados (Capítulo 3), a pesar de ser un trabajo en preparación, resulta relevante para explorar qué tipo de muestreo permite estimar de manera más eficiente dichos parámetros ecológicos. De acuerdo con O'Dell *et al.* (1996) los estudios donde se compare la utilidad de diferentes diseños de muestreo, son necesarios para facilitar el registro y monitoreo de los hongos ectomicorrizógenos.

Establecimiento del método de registro de trayectorias

El primer reto fue seleccionar un recurso con el cual trabajar, así como una comunidad en la que las personas estuvieran dispuestas a ser acompañadas durante sus recorridos de búsqueda de recursos forestales. En cuanto al reclutamiento de los participantes, el desarrollo de trabajos etnomicológicos por Montoya *et al.* (2003, 2004) y Montoya (2005) fue un antecedente que facilitó el contacto con los pobladores de la comunidad. Entre los métodos ensayados para registrar las trayectorias de búsqueda de hongos (Capítulo 1), se encontró que programar el geoposicionador (Garmin GPS V®) para almacenar la posición geográfica y la altitud por intervalos de tiempo y no de

distancia permitía registrar de manera confiable (con menor número de registros erróneos) la búsqueda de hongos. El registro por intervalos de tiempo fue más preciso debido, probablemente, a que el geoposicionador marcó dichos intervalos usando el reloj interno y no calculando la distancia entre ellos. Al llevar consigo el geoposicionador el investigador pudo marcar los lugares donde se recolectaron hongos y corregir las fallas en la recepción satelital, sin necesidad de interrumpir la búsqueda del recolector. Sin embargo, la posibilidad de capacitar a los recolectores para usar los geoposicionadores durante sus recorridos de búsqueda podría ser una buena estrategia para obtener registros espacio-temporales de los recursos forestales que usan o manejan. El establecimiento del método (Capítulo 1) permitió reconocer sus alcances y posibles aplicaciones a preguntas de investigación que a primera vista parecieran no estar relacionadas, como la división del trabajo entre sexos durante el forrajeo (Capítulo 2) y la eficiencia de cuatro simulaciones de muestreo para estimar la riqueza y diversidad de hongos (Capítulo 3).

Estrategias de forrajeo de hombres y mujeres que recolectan hongos

Al abordar la conducta de forrajeo desde un marco teórico evolutivo, se encontró que el factor crítico para la selección de diferentes habilidades espaciales en los sexos fue la división del trabajo durante el Pleistoceno, dentro de la cual los hombres funcionaban como cazadores de presas móviles y las mujeres como recolectoras de recursos forestales inmóviles (Silverman *et al.* 2007). En relación a esto se consideró que el método desarrollado (Capítulo 1), permitía abordar la pregunta ¿existen diferencias en el *desempeño* de búsqueda de hongos entre hombres y mujeres? El diseño experimental utilizado para responder a esto consistió en el registro simultáneo de las trayectorias de búsqueda de hombres y mujeres. Lo cual permitió comparar, bajo las mismas condiciones (sitio, fecha y tiempo), el *desempeño* de búsqueda de cada sexo (Capítulo 2). Los trabajos con humanos que se encontraron más cercanos a las condiciones en que se llevó esta investigación fueron los de Silverman *et al.* (2000) y New *et al.* (2007), en los cuales se exploraron las habilidades de orientación dentro de una sección de bosque y las adaptaciones espaciales para el forrajeo de plantas en un tianguis, respectivamente. Aunque ninguno de éstos registró los movimientos de forrajeo con el detalle espacio-temporal que permitió el método desarrollado.

Los resultados en el Capítulo 2 mostraron, en términos de los *costos y beneficios* de búsqueda, que los hombres requirieron de mayor gasto energético que las mujeres para obtener una cantidad similar de hongos. Esto no sólo presenta a las mujeres como forrajeras más eficientes, sino que va de acuerdo con las habilidades espaciales y cognitivas características de cada sexo (Barkow *et al.* 1992, Silverman *et al.* 2007). Los hombres cubren el papel de cazadores, al recorrer mayor distancia y altitud en busca de sitios poco explorados, y concentrando su búsqueda en las especies de hongos más cotizadas. Las mujeres adoptan el papel de recolectoras, al recorrer menor distancia pero juntando todas las especies comestibles de hongos que encontraban a su paso.

Entre lo que podría mejorarse en futuras investigaciones, está el estimado del peso (kg) de las especies recolectadas. Si se obtuviera para todos los esporomas de cada especie recolectada, permitiría estimar con exactitud la potencial ganancia económica de la venta de los hongos recolectados. Además, el contar con dichos pesos (kg) también permitiría calcular la producción (kg / ha) de cada especie en cada sitio visitado. Por otro lado, estimar el gasto energético a partir del ritmo cardíaco de los recolectores sería lo ideal para reportar el *costo* de la búsqueda de hongos en términos fisiológicos, lo que se podría lograr utilizando dispositivos que generaran menor aversión a ser utilizados por los recolectores, tales como relojes que monitoreen el ritmo cardíaco. Otra alternativa por explorar es el empleo de geoposicionadores como los que provee la compañía HOLUX Technology Inc., dada la capacidad que tienen algunos de sus dispositivos para registrar tanto la trayectoria como el gasto energético de una persona en el campo.

Simulación de muestreos y estimación de la riqueza y diversidad de hongos

La base de datos creada para el Capítulo 3 no sólo incluyó todos los registros espacio-temporales de los hongos recolectados entre 2005 y 2007 (Capítulos 1 y 2), sino que también requirió de un arduo manejo y organización. Aunque no se mencionó antes, para cada capítulo se elaboró una base de datos *ad hoc* y en cada caso se corrigieron los datos erróneos producidos por fallas en la comunicación satelital (véase sección 2.5 en Capítulo 2).

Las simulaciones de muestreo realizadas bajo los cuatro criterios de colocación de *trayectos* (*Distancia, Tiempo, Aleatorio* o *Parches*), se basaron en algunos métodos de muestreo clásicos (Schmit & Lodge 2005). A partir de los resultados de cada simulación se estimaron parámetros ecológicos como la abundancia, frecuencia, riqueza y diversidad

de hongos, lo que permitió comparar los métodos de muestreo simulados entre sí y con el muestreo real (los registros de las trayectorias). A pesar de haber cubierto menor área que las otras simulaciones, el muestreo por *Parches* obtuvo una mejor estimación total (24 de 26 especies) de la riqueza de hongos. La simulación por *Parches* siguió criterios que permitieron reconocer las zonas donde los hongos se encontraban aglomerados, razón por la cual el muestreo en dichas áreas fue más eficiente. En cuanto a la estimación de la diversidad las simulaciones de muestreo presentaron poca diferencia entre sí (rango de 2.03 a 2.08) y con el muestreo real (2.18), la cual todavía debe ser explicado.

Al aplicar del método desarrollado (Capítulo 1) se aprovecha tanto el *conocimiento ecológico tradicional* como la tecnología satelital, para analizar la distribución espacial de los hongos. En el futuro dicho método podría usarse para identificar áreas prioritarias para el manejo sustentable de recursos forestales. Como se ha hecho con anterioridad para investigaciones en donde se aprovecha el conocimiento indígena para estimar las tendencias en biodiversidad (Hellier *et al.* 1999) o hacer mapeo participativo de regiones comunitarias y de campos de caza (Herlihy & Knapp 2003; Smith 2003). Cabe mencionar que, en más de una ocasión los recolectores recordaron con exactitud los sitios donde fructificaron los hongos. En algunos de estas ocasiones, sin embargo, no se observaron los esporomas en la superficie del suelo, aunque el micelio correspondiente muy probablemente se encontraba por debajo. Por ello, se sugiere registrar en dichas áreas la presencia de las especies que los recolectores reporten. Así se podrán muestrear en el futuro, junto con las zonas dónde si se recolectaron esporomas. Aunque la identificación de dichos sitios sólo constituye el primer paso a seguir, pues para el caso de los hongos se sabe que muestrear a lo largo de varios años los sitios en los que están presentes, da lugar a valoraciones más precisas sobre sus patrones de fructificación. Por otra parte, la asistencia de micólogos expertos en taxonomía sería de gran ayuda para identificar no sólo a las especies recolectadas sino también al resto de las especies presentes en las zonas muestreadas.

La participación de expertos en diferentes campos fue indispensable para el desarrollo de esta investigación. El método establecido para registrar trayectorias de búsqueda resultó apropiado para abordar distintas preguntas de investigación, por lo que se recomienda su empleo, con los ajustes requeridos, en futuras investigaciones. Es preciso mencionar que dicho método no excluye el estudio de otros recursos, como la leña o cualquier producto forestal (recolección), animal (caza) o incluso marino (pesca).

Conclusiones

Establecimiento del método de registro de trayectorias

- ◆ El empleo de dispositivos GPS permitió registrar con precisión las trayectorias de búsqueda de recursos forestales.
- ◆ El manejo de dichos dispositivos por parte del investigador resultó indispensable para: a) registrar los lugares donde se recolectan hongos, y b) solucionar problemas relacionados con la pérdida de señal satelital.
- ◆ El método de registro de trayectorias permitió explorar diferentes preguntas de investigación, y podría ser útil para abordar el estudio otros recursos forestales.

Estrategias de forrajeo de hombres y mujeres que recolectan hongos

- ◆ La búsqueda de hongos por parte de ambos sexos difirió de acuerdo con una hipótesis evolutiva sobre la división del trabajo durante el forrajeo, en donde los hombres se comportan como cazadores y las mujeres como recolectoras.
- ◆ Las mujeres realizaron búsquedas más eficientes que las de los hombres, al invertir menos energía que éstos y obtener una cantidad de hongos similar.
- ◆ Para comprobar la solidez de los patrones de forrajeo encontrados, sería apropiado realizar estudios inter-culturales.

Simulación de muestreos y estimación de la riqueza y diversidad de hongos

- ◆ La simulación de muestreo por *Parches* fue la que mejor representó la riqueza de hongos estimada a partir del muestreo real (registro de trayectorias).
- ◆ La estimación de la diversidad no presentó gran variación entre los muestreos simulados y el muestreo real.
- ◆ El acceso al *conocimiento tradicional* y la identificación de métodos que sean eficientes para muestrear recursos forestales, puede ayudar a reconocer áreas donde mediante un manejo sustentable dichos recursos puedan ser conservados.

Literatura general

- Barkow JH, Cosmides L & Tooby J (1992) Environmental aesthetics. En: Barkow JH, Cosmides L & Tooby J (eds) *The adapted mind: evolutionary psychology and the generation of culture*. Oxford, New York. 551-553 pp.
- Bell WJ (1991) *Searching behavior: the behavioral ecology of finding resources*. 1ª ed. Cambridge University Press, London. 358 p.
- Berkes F (1993) Traditional ecological knowledge in perspective. En Inglis JT (ed.) *Traditional ecological knowledge: concepts and cases*. International Program on Traditional Ecological Knowledge and International Development Research Center. Ottawa, Canada. 1-10 pp.
- Boa E (2004) *Wild edible fungi: a global overview of their use and importance to people*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Non-wood forest products 17, Forestry Department, Rome. 147 p.
- Brown CT, Liebovitch LS & Glendon R (2007). Lévy flights in Dobe Ju/'hoansi foraging patterns. *Human Ecology* 35:129–138.
- Caballero J, Casas A, Cortés L & Mapes C (1998) Patrones en el conocimiento, uso y manejo de plantas en pueblos indígenas de México. *Estudios Atacameños* 16: 181-195.
- CIFOR – Center for International Forestry Research (2004a) *Forest products, livelihoods and conservation. Case Studies of non-timber forest product systems. Volume 1 – Asia*. Kusters K & Belcher B (eds.), Indonesia. 365 p.
- CIFOR – Center for International Forestry Research (2004b) *Forest products, livelihoods and conservation. Case studies of non-timber forest product systems. Volume 2 – Africa*. Sunderland T & Ndoye O (eds.), Indonesia. 333 p.
- CIFOR – Center for International Forestry Research (2005) *Forest products, livelihoods and conservation. Case studies of non-timber forest product systems. Volume 3 – Latin America*. Alexiades MN & Shanley P (eds.), Indonesia. 471 p.
- de Ávila A (2008) La diversidad lingüística y el conocimiento etnobiológico. En *Capital natural de México Vol. 1: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México D.F. 497-556 pp.

- Dukas R (ed.) (1998) Cognitive ecology: the evolutionary ecology of information processing and decision making. The University of Chicago Press, Chicago. 420 p.
- Fraenkel GS & Gunn D (1961) The orientation of animals: kineses, taxes and compass reactions. Dover, New York. 376 p.
- Garibay-Orijel R, Cifuentes J, Estrada-Torres A & Caballero J (2006) People using macro-fungal diversity in Oaxaca, Mexico. *Fungal Diversity* 21: 41-67.
- Hellier A, Newton AC & Ochoa GS (1999) Use of indigenous knowledge for rapidly assessing trends in biodiversity: a case study from Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 8: 869-889.
- Herlihy PH & Knapp G (2003) Maps of, by, and for the peoples of Latin America. *Human Organization* 62: 303-314.
- Hughes RN (1993) Diet selection. An interdisciplinary approach to foraging behaviour. Blackwell Science Publications, London. 1-9 pp.
- INEGI – Instituto Nacional de Estadística y Geografía (2005) Censo de población y vivienda. Consulta por localidad, Tlaxcala, México. www.inegi.org.mx
- Kacelnik A & Bateson M (1997) Risk-sensitivity: crossroads for theories of decision making. *Trends in Cognitive Sciences* 1: 304-309.
- Kaplan S (1992) Environmental preference in a knowledge-seeking, knowledge-using organism. En Barkow JH, Cosmides L & Tooby J (eds.) *The adapted mind: evolutionary psychology and the generation of culture*. Oxford, New York. 581-598 pp.
- Ladio A & Lozada M (2003). Comparison of wild edible plant diversity and foraging strategies in two aboriginal communities of northwestern Patagonia. *Biodiversity and Conservation* 12: 937-951.
- Lee RB & Devore I (1968) Problems in the study of hunters and gatherers. En Lee RB & Devore I (eds.) *Man the hunter*. Aldine, New York. 3-12 pp.
- Mariaca MR, Silva PLC & Castaños MCA (2001) Proceso de recolección y comercialización de hongos comestibles silvestres en el valle de Toluca, México. *Ciencia Ergo Sum* 8: 30-40.
- Montoya A, Hernández-Totomoch O, Estrada-Torres A & Kong A (2003) Traditional knowledge about mushrooms in a Nahua community in the state of Tlaxcala, México. *Mycologia* 95: 793-806.
- Montoya A, Kong A, Estrada-Torres A, Cifuentes J & Caballero J (2004) Useful wild fungi of La Malinche National Park, México. *Fungal Diversity* 17: 115-143.

- Montoya A (2005) Aprovechamiento de los hongos silvestres comestibles en el Volcán La Malinche, Tlaxcala. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 159 p.
- Moreno-Fuentes A (2002) Estudio etnomicológico comparativo entre comunidades Rarámuris de la alta Tarahumara, en el estado de Chihuahua. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 277 p.
- New J, Krasnow MM, Truxaw D & Gaulin SJC (2007) Spatial adaptations for plant foraging: women excel and calories count. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 2679-2684.
- O'Dell TE, Smith JE, Castellano M & Luoma D (1996) Diversity and conservation of forest fungi. En Pilz D & Molina R (eds.) *Managing forest ecosystems to conserve fungus diversity and sustain wild mushroom harvests*. General Technical Report PNW-GTR-371. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, OR. 5-18 pp.
- Pacheco-Cobos L (2006) "Análisis de las trayectorias de búsqueda de hongos silvestres" Simposio "La Etnomicología en México, 50 Años Después", IX Congreso Nacional de Micología. Ensenada Baja California, México. Universidad Autónoma de Baja California.
- Romero-Contreras AT (1998) Los temazcales de San Isidro Buen Suceso: cultura, medicina y tradición de un pueblo tlaxcalteca. Tlaxcala: Gobierno del Estado de Tlaxcala, México. 101 p.
- Romero-Melgarejo O (2002) La Malinche: poder y religión en la región del volcán. Tlaxcala: Gobierno del Estado de Tlaxcala, México. 367 p.
- Ruddle K (1993) The transmission of traditional ecological knowledge. En Inglis JT (ed.) *Traditional ecological knowledge: concepts and cases*. International Program on Traditional Ecological Knowledge and International Development Research Center. Ottawa, Canada. 17-32 pp.
- Schmit JP & Lodge DJ (2005) Classical methods and modern analysis for studying fungal diversity. En Dighton J, White JF & Oudemans P (eds.) *The Fungal Community. Its Organization and Role in the Ecosystem*. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL. 193-214 pp.
- Silverman I, Choi J, Mackewn A, Fisher M, Moro J & Olshansky E (2000) Evolved mechanisms underlying wayfinding: further studies on the hunter-gatherer theory of spatial sex differences. *Evolution and Human Behavior* 21: 201-213.

- Silverman I, Choi J & Peters M (2007) The hunter gatherer theory of sex differences spatial abilities: data from 40 countries. *Archives of Sexual Behavior* 36: 261–268.
- Smith DA (2003) Participatory mapping of community lands and hunting yields among the Bugle of western Panama. *Human Organization* 62: 332-343.
- Winterhalder B (2001) The behavioral ecology of hunter-gatherers. En Panter-Brick C, Layton RH & A. Rowley-Conwy PA (eds.) *Hunter-gatherers: an interdisciplinary perspective*. Cambridge: Cambridge University Press. 12-38 pp

