



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

**El Monitoreo de las Poblaciones de Macromicetos
Ectomicorrícicos y su Relevancia en Estudios
Ecológicos y el Manejo Sustentable**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA VEGETAL)**

P R E S E N T A:

MARISELA CRISTINA ZAMORA MARTÍNEZ

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ENRIQUETA AMORA LAZCANO



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Con todo mi amor y admiración para Jaime, quien ha sido el compañero de mi vida. La persona que con su apoyo incondicional siempre ha sido pieza importante para alcanzar mis metas personales y profesionales.

A mis padres, Mundo y Loy, por su cariño de siempre y por haberme dado los valores y la disciplina que formó mi manera de ver y enfrentar la vida.

Para mis hermanos: Linda, Amparo, Alberto e Ignacio por su cariño de siempre.

A mis sobrinos como una muestra de que nunca es tarde para alcanzar nuestros sueños y metas, siempre hay una oportunidad, sólo hay que saber identificarla y aprovecharla.

A Cecy por ser mi amiga de siempre, estar presente en todo momento, en especial por no dejarme guardar este esfuerzo en el cajón del olvido

Un pensamiento muy especial para quienes con su ejemplo me enseñaron que nunca es tarde para aprender, que siempre hay que tener la mente abierta. Para el conocimiento no hay edad. Con cariño para mi papá Ray, para Armando y Raquel.

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi más sincero agradecimiento a las diversas autoridades del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, en particular de la ex Dirección de Investigación Forestal y del Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales, quienes en su momento me brindaron su apoyo y facilidades para concluir mis estudios y el presente documento:

Dr. Carlos Rodríguez Franco
Dr. Hugo Ramírez Maldonado
Dr. Aurelio Fierros
Dr. Héctor M. Benavides Meza
Dr. Fabián Isla Gutiérrez

En particular al Dr. Islas le agradezco la revisión del capítulo sobre los tratamientos silvícolas y su impacto en las poblaciones de los hongos ectomicorrizógenos. Indudablemente sus comentarios y apoyo documental fueron determinantes para la mejora de dicha sección.

Mi reconocimiento a los revisores del presente documento por el tiempo dedicado; así como por sus observaciones y el soporte bibliográfico que me proporcionaron, el cual contribuyó de manera relevante hacer un mejor escrito. Gracias a:

Dra. Enriqueta Amora Lazcano
Dra. Cecilia Nieto de Pascual Pola
Dr. Joaquín Cifuentes Blanco
Dr. Roberto Garibay-Orijel
Dr. Sigfrido Sierra Galván

Finalmente, manifiesto mi agradecimiento por su ánimo y constante apoyo a mis amigas: Dra. Susana, Pilar y Tere.

Í N D I C E

| | PÁGINA |
|--|--------|
| RESUMEN | 1 |
| INTRODUCCIÓN | 2 |
| IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LOS MACROMICETOS ECTOMICORRÍCICOS | 7 |
| Funciones de los hongos en los ecosistemas | 7 |
| Transferencia de nutrimentos y fotosintatos | 8 |
| Carbono | 8 |
| Nitrógeno | 9 |
| Reducción del estrés hídrico | 12 |
| Redes ectomicorrícicas | 13 |
| Germinación y establecimiento de plántulas | 15 |
| Estructura edáfica | 18 |
| Consideraciones finales | 19 |
| ASPECTOS ECOLÓGICOS DE LAS POBLACIONES DE HONGOS ECTOMICORRÍCICOS | 21 |
| Diversidad de la comunidad de HECM | 21 |
| Estructura de la comunidad de HECM | 26 |
| Factores que inciden en la distribución temporal de la comunidad ECM | 27 |
| Factores que inciden en la distribución espacial de la comunidad ECM | 27 |
| Consideraciones finales | 29 |
| MONITOREO DE LAS POBLACIONES DE HONGOS ECTOMICORRÍCICOS | 31 |
| Monitoreo y evaluación de esporomas | 31 |
| Métodos de muestreo | 33 |
| Selección de las unidades de muestreo | 34 |
| Unidad de estudio y parámetros a evaluar | 41 |

| | PÁGINA |
|--|--------|
| Frecuencia y duración de los muestreos | 43 |
| Manejo de los datos de campo | 44 |
| Monitoreo y evaluación del micelio | 45 |
| Métodos tradicionales: morfo-especies | 46 |
| Tipos de ramificaciones | 46 |
| Dimensiones de las ectomicorrizas | 47 |
| Superficie del manto | 47 |
| Rizomorfos y cordones miceliares | 47 |
| Métodos moleculares | 48 |
| Reacción en cadena de la polimerasa (PCR) | 48 |
| Distribución de la comunidad | 49 |
| Estructura de la comunidad | 50 |
| Taxonomía | 51 |
| Consideraciones finales | 51 |
| LOS TRATAMIENTOS SILVÍCOLAS Y SU IMPACTO EN LAS POBLACIONES DE HONGOS ECTOMICORRÍCIOS | 54 |
| Matarrasa o tala rasa | 55 |
| Método de selección | 56 |
| Árboles padre o semilleros | 58 |
| Árboles protectores | 59 |
| Sistema de conservación y desarrollo silvícola | 61 |
| Método mexicano de ordenación de bosques irregulares | 62 |
| Método de desarrollo silvícola | 62 |
| Consideraciones finales | 62 |
| CONCLUSIONES | 66 |

R E S U M E N

Los hongos silvestres comestibles (HSC) son recursos forestales no maderables de importancia ecológica, económica y cultural. En los ecosistemas cumplen funciones sustanciales al proveer a los árboles de nutrimentos y agua (micorrízicos) y mediante la descomposición de la materia orgánica (saprótrofos). Su aprovechamiento en algunas regiones del mundo es una actividad económica que genera ingresos que coadyuvan al sostenimiento, al menos temporal, de las comunidades rurales. En México la población de las zonas forestales, principalmente las templadas, cuentan con amplios conocimientos micológicos y con una gran tradición culinaria micófaga, que se manifiesta en la recolecta para autoconsumo y comercialización. Los HSC constituyen, desde el punto de vista económico, uno de los 10 productos forestales no maderables más importantes del país. Su aprovechamiento está restringido por la recolecta selectiva de un número reducido de especies y por la falta de conocimientos científicos y tecnológicos que fundamenten su manejo sustentable. Otros factores que inciden de manera negativa son: la casi nula organización de los productores forestales, el régimen de tenencia de la tierra, el desconocimiento de la normatividad vigente para su recolecta y la poca preparación en aspectos micológicos, que tienen los técnicos forestales. En este contexto, el problema no sólo es el poco conocimiento biológico y ecológico que garantice la conservación del recurso y la rentabilidad del aprovechamiento, sino cómo desarrollar investigaciones que aborden la complejidad de los hongos ectomicorrízicos (ECM). En el presente documento se abordarán esos aspectos desde la perspectiva de la información documentada a la fecha, con particular énfasis en los inventarios y monitoreos que consideran a los esporomas como las unidades de estudio. Así mismo se hace una revisión y discusión del impacto de las prácticas silvícolas en las poblaciones de los hongos ectomicorrizógenos.

INTRODUCCIÓN

Los hongos silvestres comestibles (HSC) son recursos forestales no maderables (RFNM) de importancia ecológica, económica y cultural. En los bosques y otros ecosistemas cumplen funciones sustanciales al proveer a los árboles de nutrimentos y agua (micorrízicos) y, al descomponer la materia orgánica, hacen disponibles los nutrimentos inmovilizados en ella (saprótrofos). Su aprovechamiento en algunas regiones del mundo es una actividad económica que genera ingresos que coadyuvan al sostenimiento, al menos temporal, de las comunidades rurales. Al respecto, se estima que el valor del comercio internacional de hongos silvestres es del orden de 2 billones de dólares (Boa, 2005).

En México las poblaciones mestiza e indígena que habitan en las zonas forestales, principalmente las templadas, cuentan con amplios conocimientos micológicos y con una gran tradición culinaria micófaga. Ésta se manifiesta en la recolecta con fines de autoconsumo y en la comercialización local o regional de los esporomas, excepto en el caso de algunas especies cuyo principal mercado se ubica en países asiáticos, europeos y en los Estados Unidos de América, como: *Tricholoma magnivelare* (Peck) Redhead, *Boletus edulis s. l.* y *Morchella* spp., entre otras. No obstante los HSC constituyen, desde el punto de vista económico, uno de los 10 productos forestales no maderables más importantes del país (CONAFOR, 2006).

En términos generales, el aprovechamiento de este RFNM es restringido por la recolecta selectiva de un número reducido de especies, a nivel de predio. Así como, por la falta de conocimientos científicos y tecnológicos que fundamenten el manejo sustentable de sus poblaciones silvestres y que constituyan la base de metodologías para el procesamiento post-recolecta que permitan darle valor agregado al producto y con ello se incremente la rentabilidad de dicha actividad (Martínez-Carrera *et al.*, 2002).

Otros factores, de tipo social, que inciden de manera negativa en el manejo de los HSC son: la casi nula organización de los productores forestales, el régimen de tenencia de la tierra, el desconocimiento de la normatividad vigente para su recolecta y la poca preparación, en aspectos micológicos, que tienen tanto los técnicos forestales responsables del manejo de los bosques, como aquellos que dan seguimiento a la aplicación del marco regulatorio que sustenta la recolección comercial de los hongos.

En este contexto, el problema no sólo es tener los conocimientos biológicos y ecológicos que garanticen la conservación del recurso y la rentabilidad del aprovechamiento, sino el cómo desarrollar trabajos de investigación que aborden la complejidad de los hongos ectomicorrizógenos (HECM), que resulta de varios aspectos, tales como: su ciclo de vida, de la relación tan estrecha con la estructura, composición y sucesión de los fitobiontes con los que se asocian; así como de las relaciones de competencia interespecífica por espacio y nutrimentos que se

establecen en el ambiente edáfico. A lo anterior habrían de agregarse los factores abióticos prevaletentes en el suelo (temperatura, contenido de humedad y pH) y en la parte correspondiente al hábitat forestal, propiamente dicho, a saber: temperatura, intensidad de luz, humedad relativa, pendiente, exposición, coberturas del dosel arbóreo y arbustivo, entre otros.

La ectomicorriza es una de las asociaciones mutualistas de mayor importancia ecológica en los ecosistemas terrestres. Involucra a miles de especies fúngicas agrupadas en los phyla: Basidiomycota, Ascomycota y Zigomycota; así como a cientos de taxa, arbóreos y arbustivos, de hábito leñoso que se distribuyen en las zonas templadas y tropicales del planeta (Smith y Read, 1997). Estimaciones recientes consideran que el número de especies ectomicorrizógenas (ECM) identificadas es de aproximadamente 7,750; aunque dicha cifra es conservadora si se toma en cuenta que muchas de ellas todavía integran complejos por definir (Rinaldi *et al.*, 2008); al respecto, dichos autores calculan que la riqueza de especies HECM es del orden de 25, 000 taxa, agrupados en 234 géneros.

Con base en una revisión detallada de diversos estudios originales sobre la síntesis *in vitro*, la identificación *in situ*, las relaciones filogenéticas y la evidencia de los ensayos que se realizan con isótopos en hongos cuya estrategia de vida corresponde a la ectomicorrícica, Tederso *et al.* (2009) sumaron a esa cifra 26 géneros o posibles géneros (11.1%), para un total de 249, de ellos 33 son probablemente ECM, es decir, su estrategia de vida aún no está bien definida. Aunque, después del examen minucioso de la literatura especializada y de los hábitos de fructificación de algunos taxa estos autores excluyen a 25 de los géneros citados como ECM por Rinaldi *et al.* (2008). Las principales diferencias entre los dos grupos de trabajo se refieren a la interpretación de las estrategias de vida en los Ascomycota, Thelephorales (Basidiomycota) y los Sebacinales (Basidiomycota) (Tederso *et al.*, 2009).

Del total de las plantas vasculares identificadas a la fecha se estima que 1.9% son ectomicorrícicas; mientras que, al considerar las familias de las angiospermas (336), 23 incluyen a fitobiontes ectomicorrícicos, equivalente al 2% de de dicho grupo botánico. A partir de estimaciones en las que se consideraron 8,000 plantas vasculares registradas en diversos estudios, a nivel mundial, se calculó que 4.5% de ellas formaron asociaciones ectomicorrícicas (Brundrett, 2009). Así mismo es factible identificar dos linajes en las gimnospermas y al menos 10 en las angiospermas; aunque en estas últimas hay algunos ordenes y familias con orígenes múltiples (Cuadro 1) (Brundrett, 2009).

Las familias botánicas con simbiosis ectomicorrícica mejor representadas en los bosques templados y fríos son: Pinaceae, Fagaceae, Betulaceae, Salicaceae, Juglandaceae y Cistaceae, entre otras. En las zonas tropicales del continente Americano sobresalen: Myrtaceae, Fabaceae, Phyllantaceae (Euphorbiaceae),

Cassuarinaceae y Dipterocarpaceae, por mencionar algunas (Pérez-Moreno y Read, 2004; Brundrett, 2009).

Cuadro 1. Número de géneros y especies botánicas que forman ectomicorrizas.

| Orden | Familia | | Número de géneros | Número de especies |
|---------------------|-------------------|-----|-------------------|--------------------------|
| GYMNOSPERMAE | | | | |
| Gnetales | Gnetaceae | | 1 | 35 |
| Coniferales | Pinaceae | | 11 | 250 |
| ANGIOSPERMAE | | | | |
| Poales | Cyperaceae | | 1 | 132* |
| Caryophyllales | Asteropiaceae | | 1 | 8 |
| | Nyctaginaceae | | 3 | 5 |
| | Polygonaceae | | 2 | 15*, 14 |
| Myrtales | Myrtaceae | | 10 | 1,800* |
| Fabales | Fabaceae | I | 21 | 250 |
| | (Caesalpinoideae) | | | |
| | Fabaceae | II | 12 | 610* |
| | (Papilionoideae) | | | |
| Fagales | Fabaceae | III | 2 | 240* |
| | (Mimosoideae) | | | |
| | Betulaceae | | 6 | 30 |
| | Casuarinaceae | | 2 | 80 |
| | Fagaceae | | 8 | 750 |
| | Juglandaceae | | 2 | 32 |
| Malpighiales | Nothofagaceae | | 1 | 35 |
| | (Fagaceae) | | | |
| | Phyllantaceae | | 2 | 105 |
| | (Euphorbiaceae) | | | |
| Rosales | Salicaceae | | 2 | 385 |
| | Rhamnaceae | | 4 | 130 |
| | Rosaceae I | | 1 | 16 |
| Malvales | Rosaceae II | | 2 | 13 |
| | Cistaceae | | 8 | 180 |
| | Dipterocarpaceae | | 17 | 500 |
| | Sarcocaulaceae | | 8 | 60 |
| Sapindales | Tiliaceae | | 1 | 22 |
| | Meliaceae | | 1 | 5 |
| Ericales | Ericaceae I | | 9 | 11 |
| | Ericaceae II | | 9 | 11 |
| | Sapotaceae | | 1 | 80 |
| Totales | | | 133 | 3,145 + 2797* = 5,942 |

*Especies con presencia dudosa de ectomicorrizas.
Fuente: Brundrett (2009).

Las ectomicorrizas, pese a que sólo se presentan en un porcentaje reducido del total de la flora vascular (2 - 4%), constituyen una parte relevante en los ecosistemas

boreales y templados, donde predominan las gimnospermas de importancia maderables, tales como los géneros: *Pinus* spp., *Abies* spp., *Pseudotsuga* sp. *Quercus* spp., *Fagus* sp, *Betula* spp. y *Alnus* spp. En el trópico húmedo sobresalen: *Guapira* spp., *Coccoloba* y *Manilkara* spp., entre otros; en tanto que para los bosques tropicales caducifolios se pueden citar: *Lonchocarpus* spp., *Acacia* spp. y *Calliandra* spp. (Brundrett, 2009).

Al comparar la diversidad de los HECM con la de sus fitobiontes, es evidente la superioridad de los primeros, que resulta de la presencia de multiespecificidad en algunas especies vegetales que propicia la formación de arreglos múltiples de los micobiontes, por ejemplo en plantaciones monoespecíficas (Bruns, 1995).

Las ectomicorrizas están formadas por: a) raíces modificadas que incluyen tejido vegetal y fúngico (Red de Harting y Manto) y; b) micelio externo que comprende las hifas de absorción, los rizomorfos y los cordones miceliales (Pérez-Moreno y Read, 2004).

La colonización de las raíces de los fitobiontes ocurre a partir de propágulos como: esporas viables y de las hifas presentes en la rizósfera. También se presentan nuevas colonizaciones por contacto con raíces previamente micorrizadas y depende de fenómenos de reconocimiento entre ambos simbioses (Smith y Read, 1997).

La germinación de las esporas se supone que ocurre por estimulación de algunos exudados de las raíces del hospedante. (Theodorou y Bowen, 1987). El proceso involucra la formación de un tubo germinativo que se desarrolla hacia las puntas de la raíz del posible hospedante. Diversos autores consignan fenómenos de reconocimiento en lugares específicos de la raíz y de las paredes hifales que incluyen proteínas (glicoproteínas) y microfibrillas (Hawley, 2006).

Una vez, que el hongo hace contacto con el ápice de una raíz sin colonizar, se inicia la formación de la red de Harting, hifas que se extienden entre las paredes de las células corticales de la raíz. Así mismo, el hongo crece alrededor de ella cubriéndola, como una vaina; de ésta manera se forma el manto. Las hifas emanantes y los rizomorfos se originan desde el manto y se extienden hacia los puntos donde se localizan los agregados nutrimentales dentro del sustrato, dichas estructuras forman densas redes.

El conocimiento de las comunidades ECM y su papel en los ecosistemas, requiere además de la definición de su diversidad, la determinación de las correlaciones que hay entre ellas y las variables ambientales, edáficas y de la vegetación con la cual se asocian, información que una vez integrada constituye el conocimiento básico para el manejo sustentable de las poblaciones de HECM. En este contexto, a través del desarrollo del presente documento se hace una revisión de la literatura más reciente que se ha generado respecto a los métodos para evaluar dichos factores.

En particular, se reúnen y discuten datos referentes a las funciones de los hongos ectomicorrizógenos en los ecosistemas, desde el punto de vista nutrimental, su importancia en la germinación y establecimiento de plántulas; así como en el mantenimiento de la estructura edáfica. En una segunda parte se abordan los aspectos concernientes a la diversidad y estructura de la comunidad de HECM y los factores que la modifican. El desarrollo de estas dos secciones se basa en los conocimientos generados a nivel internacional, ya que destaca la falta de estudios nacionales sobre dichos temas.

Los siguientes dos capítulos se refieren a tópicos más prácticos como el monitoreo de las poblaciones de HECM, al respecto se muestran los dos tipos de aproximaciones más utilizadas para su estudio: los esporomas y las micorrizas. En el caso de México se evidenciará la preponderancia de los estudios cuyas unidades de estudio son las fructificaciones; mientras que las investigaciones a partir de raíces micorrizadas están en sus inicios, con casi nulos registros en la bibliografía especializada. Finalmente, se incluye un capítulo en el que se resumen, a nivel nacional e internacional, los diferentes métodos de regeneración forestal y las prácticas silvícolas que los conforman; así como sus impactos positivos o negativos en las comunidades ECM. Así mismo, se hacen propuestas sobre cómo combinar algunas de las técnicas silvícolas con el manejo de los HECM, en especial con el aprovechamiento de sus esporomas.

En una sección final se ofrece un panorama general del estatus actual de la investigación de los HECM en México y algunas líneas de acción para incorporar nuevos enfoques de trabajo que coadyuven a su incorporación al manejo forestal sustentable.

IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LOS MACROMICETOS ECTOMICORRÍDICOS

Los seres vivos, en general, procesan e intercambian energía con su entorno durante el desarrollo de sus funciones vitales, a saber: formación y mantenimiento de estructuras y tejidos; así como en su reproducción. No obstante que los organismos difieren en cómo obtienen y usan la energía en el transcurso de su desarrollo, existen especies con funciones muy semejantes, sin importar su linaje ni su distribución biogeográfica (Duckworth *et al.*, 2000). Estas integran los grupos funcionales, que se definen como los conjuntos de especies con atributos morfológicos, fisiológicos, conductuales o de historia de vida similares, que cumplen papeles ecológicos equivalentes (Martínez, 2008). En dicho concepto se puede considerar al gremio ecológico, en su sentido amplio, pues incluye las agrupaciones de especies que explotan en forma semejante un mismo recurso (Root, 1967). El número de grupos funcionales o la riqueza del grupo funcional con frecuencia es utilizado como una aproximación de la diversidad funcional en un ecosistema (Wright *et al.*, 2006).

El conocimiento del impacto de los grupos funcionales tanto en la estructura y dinámica de las comunidades bióticas, como en los procesos de los ecosistemas en los que ellas inciden es fundamental para el manejo sustentable de los recursos naturales de cualquier país. Sin embargo, esta clasificación asume que los atributos funcionales de las especies que las integran se distribuyen de manera discreta, más que como un continuo, lo que dificulta el diseño de experimentos

En la naturaleza es posible distinguir dos grandes grupos de organismos: los autótrofos y los heterótrofos. El primero lo constituyen microorganismos quimiosintéticos y organismos fotosintéticos. El segundo incluye a los consumidores primarios, consumidores secundarios y a los degradadores; de ellos para los objetivos del presente documento son de interés los consumidores primarios entre cuyos integrantes están los hongos micorrizógenos tanto los arbusculares, como los ectomicorrizógenos (HECM) (Martínez, 2008).

Los hongos ectomicorrizógenos (HECM) son elementos importantes de las comunidades forestales templadas; ya que desempeñan dentro de ellas diversas funciones de tipo ecológico, fisiológico, mediador e integrador que contribuyen al desarrollo de las poblaciones vegetales, particularmente, al de las especies arbóreas.

Funciones de los hongos en los ecosistemas

En los hongos se distinguen tres diferentes tipos de hábitos alimentarios, a saber: a) saprótrofos, organismos descomponedores de materia orgánica capaces de degradar la celulosa, la hemicelulosa y la lignina. Su función en los ecosistemas es la formación del humus y la remineralización del detritus remanente; b) Necrótrofos, hongos parásitos cuyas funciones ecológicas son el reciclaje de materia orgánica, la creación y la alteración de nichos; c) Biótrofos, hongos que forman asociaciones

mutualistas con las raíces de diversas plantas, o con algas verdes (líquenes). Dado que los hongos ectomicorrizógenos (HECM) pertenecen al grupo de los biótrofos, a continuación se describen con mayor amplitud sus funciones dentro del ecosistema.

En los estudios ecológicos, los HECM con frecuencia se consideran como un grupo funcional (McGuire *et al.*, 2008). Nygren (2009) demostró que dichos organismos son capaces de utilizar diferentes fuentes de fósforo y nitratos; aunque registró diversos patrones de apropiación. El autor concluyó que la habilidad enzimática forma un continuo en las especies analizadas, pero que varía entre ellas. Es decir los HECM comparten muchos atributos y esto los unifica de tal manera que el concepto de grupo funcional resulta aplicable. Las funciones de los HECM en los ecosistemas consisten en la facilitación del intercambio de fotosintatos y elementos nutritivos entre los sistemas conformados por los diferentes estratos de la vegetación y el edáfico; la promoción y alteración de nichos; además actúan como reguladores de la trayectoria y la velocidad de la sucesión vegetal.

Desde el punto de vista fisiológico participan de manera importante en la absorción de elementos poco disponibles en el suelo para las plantas, como son el fósforo, el nitrógeno, el azufre y el potasio; también son mediadores e integradores; ya que a través del transporte de agua y nutrimentos regulan la tasa fotosintética. El crecimiento de sus hifas origina modificaciones en la permeabilidad y estructura del suelo; así mismo, aumenta la sobrevivencia de las plántulas, al incrementar la superficie de absorción de agua (crecimiento hifal). Proporcionan protección física y química a sus hospedantes contra el ataque de diversos patógenos.

Transferencia de nutrimentos y fotosintatos

Desde el punto de vista funcional el micelio externo es de primordial importancia, ya que juega un papel principal en la absorción y el transporte de nutrimentos minerales y orgánicos. A partir de sus hifas se inician nuevas asociaciones al entrar en contacto con las raíces de hospedantes jóvenes; además se desempeñan como fuente de propágulos.

Carbono. Los HECM requieren para su desarrollo de compuestos de carbono simples, los cuales son escasos en los suelos forestales, en donde prevalecen carbohidratos complejos como la lignina y la celulosa, hechos que limitan su competitividad ante otros microorganismos de la biota edáfica (Smith y Read, 1997). En diversos estudios realizados a nivel de laboratorio se ha comprobado la existencia de un flujo de carbohidratos de la planta hospedante hacia el hongo. Al respecto se estima que dicho transporte representa del 20 al 25% de la productividad primaria neta (Nehls, 2008). El carbono es translocado desde las hojas hasta las raíces en forma de azúcares simples y como ácidos orgánicos. En el apoplasto de la interfase planta – hongo es transferido como sacarosa, la planta mediante la acción de la enzimas ácido invertasas transforma la sacarosa en glucosa y fructuosa, compuestos que son absorbidos por el HECM, en la interfase constituida por la red de Harting (Nehls *et al.*, 2007). Cabe señalar que los HECM, la mayoría de ellos, carecen de

este tipo de enzimas y presentan baja actividad en lo que se refiere a la degradación de la pared celular (Nehls, 2008); por lo tanto, son fuertemente dependientes de la simbiosis para su crecimiento.

El desarrollo de técnicas moleculares y su aplicación en el estudio de las micorrizas, en general, ha permitido avances sobresalientes en cuanto al conocimiento de los procesos de absorción y transporte; así como de los factores que los impactan y modifican con sus respectivas consecuencias tanto en el desarrollo de la simbiosis, como en cada uno de sus componentes. Aún cuando todavía son pocos los genes transportadores de azúcares caracterizados. Al respecto, se ha puntualizado que la absorción de estos compuestos por parte de las hifas extrarradicales y la pérdida de monosacáridos ocurren en condiciones de carencia de carbohidratos y su absorción se incrementa en presencia de la simbiosis (Nehls, 2008).

Los azúcares de cadena corta, del tipo de las triosas son los que predominan en la zona funcional de la ectomicorriza (Fajardo-López *et al.*, 2007), al menos en la mayoría de los taxa del orden Agaricales, con estudios sobre el particular. A diferencia de los Boletales, en cuyas hifas de la interfase planta – hongo destacan indistintamente el manitol y las triosas. En el caso del grupo Ascomycota las especies ectomicorrizógenas presentan en su micelio y en la ectomicorriza manitol y algunas veces arabitol (Nehls, 2008). El aumento de estos dos compuestos a nivel de la ectomicorriza es un indicativo de su posible participación en el transporte del carbono dentro de la colonia fúngica, es decir hacia el micelio externo. En relación a la concentración de azúcares de cadena larga, como el glucógeno, ésta varía durante la formación de la ectomicorriza, en primera instancia es más abundante en la Red de Harting y posteriormente en las hifas del manto (Jordy *et al.*, 1998). Situación que Nehls (2008) interpreta como un mecanismo de control del flujo de glucógeno; cuando los carbohidratos importados hacia las hifas exceden lo exportado a otras partes de la colonia fúngica, las reservas de largo plazo (glucógeno) son utilizadas para garantizar la continuidad del flujo en la simbiosis (Nehls, 2008).

A partir de observaciones directas e indirectas se concluye que las micorrizas regulan la tasa neta de la fotosíntesis de la planta hospedante a partir del incremento de la demanda de carbohidratos en la simbiosis. A su vez, el fitobionte previene el flujo de tales compuestos hacia el hongo mediante: el control de la sacarosa exportada al apoplasto común; el control de la hidrólisis de la sacarosa por la acción de las invertasas presentes en la pared de las células de la raíz y; la competencia entre las células radicales y las fúngicas por la hexosa existente en el apoplasto de la Red de Harting. El control y restricción del flujo de carbohidratos que ejerce el fitobionte evita el parasitismo fúngico (Nehls, 2008).

Nitrógeno. En los ecosistemas templado-fríos las bajas temperaturas, la evapotranspiración y el pH ácido que predominan, son factores determinantes que

inhiben la mineralización de nutrimentos como el nitrógeno, el cual es requerido por las plantas en proporciones de hasta 10 veces más que cualquier otro elemento. Al respecto, la Ley del Mínimo establece que: “Cuando otros nutrimentos están disponibles, el crecimiento de las plantas es regulado por aquél elemento presente en muy pequeñas cantidades”; de tal manera que en este tipo de ambientes, donde la disponibilidad del fósforo aumenta, este carece de significado ecológico y la presión de selección favorece aquéllas adaptaciones que facilitan la movilización o captura del nitrógeno, como es el caso de la formación de ectomicorrizas (Read, 1990).

Los trabajos de investigación, tanto de laboratorio como de campo, desarrollados en los últimos 20 años proporcionan evidencias de que los HECM facilitan a sus hospedantes el acceso a elementos nutritivos poco accesibles, principalmente al nitrógeno (N) (Finlay, 1992; Smith y Read, 1997; Read y Pérez-Moreno, 2003; Leake *et al.*, 2004; Nehls, 2008). Un gran número de HECM tienen la habilidad de movilizar nitrógeno orgánico y existe en ellos un amplio intervalo de capacidad proteolítica; sin embargo hay especies como: *Laccaria laccata* (Scop.) Cooke y *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Cooke & Couch cuya facultad para desdoblar las proteínas es muy reducida (Abuzinadh y Read, 1986), por lo que son dependientes de la mineralización iniciada por otros organismos. Prácticamente, todos los HECM utilizan el amonio como fuente de nitrógeno. Además de esas diferencias, son relevantes las que se refieren a la efectividad con la cual transfieren N a sus hospedantes; así por ejemplo *Paxillus involutus* (Batsch) Fr. y *Hebeloma crustuliniforme* (Bull.) Quéll., ambos con capacidades similares para degradar N orgánico, difieren en la eficiencia con la cual lo transfieren hacia el hospedante. Por ejemplo, *H. crustuliniforme* lo hace en mayor cantidad, bajo condiciones de cultivo y con un suministro estandarizado de proteínas (Abuzinadh y Read, 1989). No obstante Nygren (2008), presenta evidencia experimental sobre la aptitud de los HECM para utilizar las proteínas como fuentes de nitrógeno, habilidad por demás importante en aquéllos ambientes donde la disponibilidad de los nutrimentos es reducida o casi nula, porque estos se hallan en forma de compuestos orgánicos.

En los bosques el micelio ECM constituye un componente significativo de la fuente total de nitrógeno del suelo. Al respecto Read (1991) refiere que los hongos senescentes constituyen una fuente de N orgánico relativamente lábil, el cual unido con otros residuos orgánicos estarían disponibles para ser metabolizados por las enzimas proteolíticas del micelio ectomicorrícico vivo.

La absorción y asimilación del N¹⁵, en algunos HECM, evidencia que la glutamina es la principal fuente para el N asimilado; aunque la arginina, alanina y el ácido aspártico y la asparaginina, también son importantes. Los aminoácidos como la arginina neutralizan la carga negativa de los polifosfatos y la influencia de estos en la acumulación de aminoácidos básicos en las vacuolas de los hongos, puede ser importante en la regulación del fósforo (P) y el nitrógeno en el manto fúngico (Finlay,

1992). Entonces, la asociación arginina-polifosfatos conduciría a que la translocación del N y del P se realice de manera conjunta (Martin y Botton, 1991 citado por Finlay, 1992).

En ausencia de disturbios antropogénicos el depósito de N atmosférico en los bosques boreales es del orden de 1-3 kg N ha⁻¹ año⁻¹ (Binkley *et al.*, 2001), principalmente en forma de nitratos (NO₃). El nitrógeno es fijado por la acción de bacterias de vida libre y asociadas con plantas como: leguminosas (Fabaceae) y Betulaceae (*Alnus*), entre otras; algunos estudios estiman que el N fijado por este medio en bosques de coníferas es de aproximadamente 0.5 kg ha⁻¹ año⁻¹ (Rosen y Lindberg, 1980 citado por Nygren, 2008); aunque, investigaciones recientes registran cantidades más altas. De Luca *et al.* (2002) calcularon el N fijado por la simbiosis de una cianobacteria con una especie de musgo en un intervalo de 1.5 a 2.0 kg ha⁻¹ año⁻¹.

La absorción de N es un proceso que consume energía, transporte activo, que resulta en el incremento del pH externo. El NO₃⁻ absorbido por el hongo se convierte en nitrito (NO₂⁻) mediante la enzima nitrato reductasa, a continuación se transforma en el ión amonio NH₄⁺ por acción de la nitrito reductasa, todo el proceso implica la ejecución de ocho reducciones (Jennings, 1995). Los pocos estudios que existen en relación al uso del NO₃⁻ por los hongos como fuente de nitrógeno, sugieren que es muy variable intra e interespecíficamente e incluso hay especies cuyo crecimiento se detiene en presencia del ión nitrato (Nygren, 2008). A la fecha tan sólo se han caracterizado dos nitrato reductasas procedentes de HECM, una de *Hebeloma cylindrosporum* y otra de *Tuber borchii* Kauffman (Jargeat *et al.*, 2000; Guescini *et al.*, 2003).

Respecto a las proteínas como fuente de nitrógeno, éstas son degradadas mediante procesos que involucran a las proteasas fúngicas extracelulares, peroxidasas que contribuyen al rompimiento del humus y la quitina (Burns y Dick, 2002, citados por Nygren, 2008). Las proteasas actúan mediante la hidrólisis de la cadena polipeptídica, se dividen en cuatro categorías, en función de su actividad catalítica y condiciones de acción: serinoproteasas, cisteínoproteasas, proteasas aspárticas y metaloproteasas. Cada especie fúngica presenta una o varias de ellas; sin embargo, sólo se han purificado y caracterizado una en *Hebeloma crustuliniforme* con un peso molecular de 37.8 kDa, estable en un pH de 2.0 a 5.0 (Zhu *et al.*, 1990) y dos más en *Amanita Muscaria*(L.) Lam., cuyos pesos moleculares son de 45kDa (pH = 3) y 90 kDa (pH = 3 a 5.5) (Nehls *et al.*, 2001). En el caso de la enzima con peso molecular de 45kDa, al secuenciarla resultó muy similar a la proteasa aspártica presente en otras especies fúngicas (Nehls *et al.*, 2001). Nygren (2008) registra la producción de proteasas en 30 de los 33 taxa que estudió, entre los que sobresalen especies de los géneros: *Amanita*, *Amphinema*, *Boletus*, *Cenococcum*, *Cortinarius*, *Gyrodon*, *Hebeloma*, *Hydnum*, *Laccaria*, *Lactarius*, *Leccinum*, *Meliniomyces*, *Paxillus*, *Piloderma*, *Pisolithus*, *Rhizoscyphus*, *Russula*, *Sarcodon*, *Suillus*, *Tomentella*, *Tricholoma* y *Xerocomus*.

La morfología de las micorrizas es determinante en la respuesta a la presencia de nitrato en el ambiente; de tal manera que, la absorción de NH_4^+ se efectúa mediante transporte pasivo a lo largo de una diferencia de potencial a través de la membrana plasmática, por la acción de las proteínas existentes en ella. A diferencia de los NO_3^- , cuya absorción conlleva el consumo de energía e involucra a proteínas transportadoras de nitratos (Slot *et al.*, 2007). El alto costo energético implica que cualquier mecanismo que facilite la entrada directa del nitrato al hospedante, sin la participación metabólica del HECM, representa una ventaja para el fitobionte.

Los HECM que tienen un manto hidrofílico, liso y con pocas hifas emanantes, por ejemplo *Lactarius* y *Russula*, favorecen el paso directo de los nitratos por difusión a través del manto con dirección al hospedante. Su movimiento en el apoplasto podría liberar N a la interfase hongo-planta en la Red de Harting sin que el hongo procese el N mineral y con ello se evita el flujo de carbono. Así, el aumento en el suministro de nitrógeno resultaría en el inicio de la regulación de la absorción de monosacáridos hacia el interior de las células corticales de la raíz (Nehls, 2008); mientras que el hongo recibiría un aporte superior de carbono que favorecería su crecimiento y, potencialmente, le permitiría incrementar la producción de esporomas (Nygren, 2008). En contraste, los HECM presentan una vía simplástica para la absorción de nitrato, como respuesta a la existencia de un manto hidrofóbico y un micelio externo muy abundante, lo que conlleva a que la absorción se realice lejos de las puntas micorrizadas. El hongo, primero metaboliza los nitratos, nitritos y el ión amonio antes de translocarlo al fitobionte, lo cual implica un gasto energético mayor que a su vez propicia que el flujo de carbono se eleve, con el consecuente impacto en la disminución del crecimiento micelial y en la emergencia de esporomas (Nygren, 2008).

Reducción del estrés hídrico

Los mecanismos mediante los cuales los hongos ectomicorrizógenos mejoran la absorción de agua en las plantas son: i) a través de las redes hifales del micelio externo, las cuales agrandan el área de exploración de la raíz y favorecen el transporte del agua, que de otra forma no estaría disponible para las raíces y; ii) mediante la modulación de los requerimientos hídricos de las plantas asociadas, al mejorar su nutrición y con ello reducir su demanda por transpiración (Marjanovic y Nehls, 2008). Las respuestas de las plantas para mejorar la captación de agua dependen de las especies de HECM asociados con sus raíces (Park *et al.*, 1983); ya que las características morfológicas y anatómicas propias de cada taxón fúngico, afectan de manera diferencial la absorción del agua en las plantas asociadas.

Una de las estructuras importantes de las ectomicorrizas en el transporte del agua, en el sentido suelo - raíces ectomicorrízicas (ECM) y viceversa, son los rizomorfos. Cordones miceliales macroscópicos, cuyas hifas presentan un arreglo en forma paralela, con frecuencia tienen hifas centrales huecas alargadas y rodeadas de hifas vivas más pequeñas (Agerer, 2001; Brownlee *et al.*, 1983). Existe estudios que demuestran que estas estructuras facilitan el transporte de agua del suelo hacia las

raíces ECM y las plantas hospederas. Adicionalmente, se propone que dicho transporte de agua se efectúa a través de las hifas alargadas y huecas presentes en el interior de los rizomorfos (Duddridge *et al.*, 1980; Brownlee *et al.*, 1983), y que la hidrofobia de estos puede reducir sustancialmente las pérdidas de agua cuando es transportada a largas distancias (Agerer, 2006). También, hay evidencias de que el movimiento de agua por el micelio de las redes micorrízicas que conectan raíces de plantas de la misma o distintas especies vegetales es potencialmente importante para la supervivencia de las mismas, en condiciones de sequía. Aunado a lo anterior, las características individuales de los diversos taxa ECM, inciden de forma relevante en dicho proceso (Egerton-Warburton *et al.*, 2007).

Así como los HECM tienen un papel importante en el movimiento del agua hacia su hospedante, de tal manera que su micelio externo se constituye en una extensión fisiológica de las raíces del simbionte vegetal (Allen 1991; Smith and Read 1997); el flujo de agua en el sentido contrario, es decir planta hongo, también es posible (Querejeta *et al.*, 2002). Transferencia que ocurre sólo durante la noche, cuando la transpiración de la planta es mínima y es auspiciada por el mecanismo conocido como “carga hidráulica”. (Millikin y Bledsoe 2000; Querejeta *et al.*, 2002).

Las implicaciones ecológicas del proceso antes descrito resultan, por demás relevantes; pues facilita la disponibilidad de agua en las especies vegetales de raíces profundas en situaciones de sequía, cuando las capas superficiales y fértiles del suelo permanecen secas, a través de la vía de las puntas micorrizadas del micelio externo (Yu-Ping Sun *et al.*, 1999), que a su vez favorece el incremento en la mineralización, solubilización y absorción de nutrientes. Por lo tanto, la transferencia de agua desde la planta hasta el hongo se pudiese considerar como una estrategia adaptativa en los ecosistemas sujetos a sequías periódicas; ya que permite la explotación más eficiente de dos fuentes de recursos espacialmente segregados: el agua de las capas profundas del suelo y los nutrientes localizados en la superficie edáfica más externa (Querejeta *et al.*, 2002).

La existencia en la ECM de un transporte del agua en ambos sentidos, hongo → planta → hongo es un excelente ejemplo de los beneficios de una verdadera simbiosis, en la cual la dirección del flujo de los recursos es definida por la disponibilidad espacio - temporal de los mismos.

Redes ectomicorrízicas

El micelio externo es una de las estructuras de las ectomicorrizas que juegan un papel fundamental en el intercambio de nutrientes entre el micobionte y su fitobionte; no obstante, en términos experimentales su estudio *in situ* es difícil, razón por la cual las aproximaciones a su funcionamiento se hacen mediante el uso de los sistemas denominados “microcosmos”.

En esta sección se expone la importancia del micelio externo como el puente de contacto entre los diferentes especímenes vegetales presentes en un ecosistema (Simmard *et al.*, 1997). Función que es factible gracias a que cuenta con hifas muy longevas y con abundante crecimiento; al respecto se tienen registros para un individuo (genet) en particular, del orden de 300 m² con un diámetro potencial de 40 m (Bonello *et al.*, 1998). Read (1992) cita una tasa de crecimiento de 0.5 m año⁻¹ en Basidiomycetos ECM, lo que conduce a que un individuo tardaría, aproximadamente, 80 años para que su micelio externo alcance un diámetro de 40 m (Pérez-Moreno y Read, 2004).

Durante los últimos cincuenta años se han realizado diversos estudios mediante el uso de radioisótopos que han evidenciado el transporte de elementos entre plantas ectomicorrícicas de la misma o diferente especie; no obstante es hasta la década de los 80s, cuando diversos autores obtienen resultados contundentes sobre la interconectividad entre plantas a través del micelio externo de sus micobiontes (Dudridge *et al.*, 1980; Finlay y Read, 1986).

La función de las redes ectomicorrícicas se relaciona con el transporte de agua y nutrimentos, es decir, permiten el acceso de las plantas a un gran reservorio de nutrimentos, favorecen el intercambio de elementos nutritivos entre los individuos interconectados y regulan la competencia por los recursos (Kennedy *et al.*, 2003).

Referente a la especificidad de los fitobiontes en relación con sus micobiontes, diversos autores concluyen que varía de media a baja (Molina *et al.*, 1992; Visser, 1995); Aunque hay géneros como *Suillus* spp, más aún el grupo suilloide, integrado por *Suillus Rhizopogon*, *Truncocolumella*, *Gomphidius* y *Chroogomphus*, que forman ectomicorrizas sólo con fitobiontes de la familia Pinaceae (Bruns *et al.*, 2002). En tanto que al comparar la especificidad de los micobiontes presentes en las especies del sotobosque, también resulta baja (Visser, 1995). Kennedy *et al.* (2003), registraron una abundancia superior de HECM multiespecíficos, en comparación con aquéllos taxa monoespecíficos, al evaluar la composición de las redes ectomicorrícicas existentes entre componentes del dosel arbóreo (*Pseudotsuga*) y el sotobosque (*Lithocarpus*)

La abundancia diferencial de los HECM que integran las redes incide en la cantidad de recursos transferidos entre los hospedantes interconectados. En este contexto, Hogberg *et al.* (1999) determinaron que alrededor del 90% del carbono presente en las redes ectomicorrícicas procedía de lo árboles que las integran; aunque no identificaron el movimiento de C hacia las plantas del sotobosque. Empero al formar parte de las redes ECM, las especies del sotobosque garantizan el acceso a una fuente mayor de nutrimentos, incluida la opción de recibir carbono desde las plantas del dosel (Hogberg *et al.*, 1999). Lo anterior beneficia el establecimiento y persistencia de las especies propias del sotobosque; ya que se favorece la disminución en el costo de adquisición del C y el aumento en la disponibilidad de nutrimentos (Kennedy *et al.*, 2003).

Cabe señalar que las interconexiones entre las especies del sotobosque y las del dosel arbóreo pueden ser importantes para el mantenimiento de las comunidades forestales después de eventos de disturbio y en el largo plazo para sustentar su estructura (Newberry *et al.*, 2000).

La absorción del agua también es favorecida por la presencia de las redes ECM; tanto el flujo desde el suelo hacia la planta (transporte positivo), como su redistribución dentro de la rizósfera por medio del flujo inverso o la transferencia de agua al micobionte (Egerton-Warburton *et al.*, 2007). De tal manera que, las raíces de las plantas vecinas capturan directamente del flujo que asciende hidráulicamente o bien lo reciben de las hifas del micelio externo (Horton y Hart, 2004). Ambos procesos no son excluyentes: las plantas exudan agua a la rizósfera y la toman de nueva cuenta de la misma o de otra planta, a través de las redes ECM (Egerton-Warburton *et al.*, 2007).

En términos generales, los recursos nutritivos y el agua, están disponibles para todas las plantas a lo largo de las redes ECM con las cuales se conectan. Los taxa vegetales obtienen múltiples beneficios al mantener su condición ECM y su contacto con las redes ECM, en particular durante eventos de sequía, entre ellos se pueden citar: aumento en la absorción de nutrimentos o al acceso a los recursos de otras plantas; así como la rápida recuperación de un severo estrés hídrico (Leake *et al.*, 2004).

La transferencia de nutrimentos minerales a través de las redes ECM ha sido citada por diversos autores. Así, para el caso del carbono y del fósforo existen registros desde finales del siglo pasado en los que se concluyó que el transporte de dicho elemento se realiza de manera intra e interespecíficamente (Finlay y Read, 1986; Read, 1991). Además, para el caso del C, el flujo es bidireccional, es decir de la planta al hongo y en sentido contrario (Simmard *et al.*, 1997). El transporte de nitrógeno entre especies arbóreas está documentado para taxa de *Fagus*, *Pinus* y *Alnus* (Arnebrandt *et al.*, 1993; Ek *et al.*, 1996).

Un aspecto poco explorado a la fecha se refiere a la remoción de nutrimentos de origen orgánico, específicamente del polen y nemátodos, de los cuales provienen las mayores cantidades de nitrógeno y fósforo que se movilizan a nivel edáfico (Pérez-Moreno y Read, 2004). Sobre el particular, se ha demostrado que una cantidad significativa de los nutrimentos que obtienen por los micobiontes a partir de los sustratos orgánicos es transferida a las plantas interconectadas con las redes ECM (Pérez-Moreno y Read, 2000; Pérez-Moreno y Read, 2001).

Germinación y establecimiento de plántulas

En condiciones naturales el micelio externo de las ECM juega un papel relevante como propágulo e iniciador de nuevas asociaciones micorrícicas al entrar en contacto

con las raicillas de los nuevos individuos arbóreos, producto de la regeneración natural de los bosques y son importantes en la recuperación de la masa arbórea después de cualquier tipo de disturbio, antropogénico o natural (Taylor y Bruns 1999).

Los árboles aislados que permanecen en pie después de un aprovechamiento maderable en el cual se utilice por ejemplo el método de Árboles Padre o bien después de un incendio, tiene una función sobresaliente en la colonización de plántulas emergentes por los hongos ECM conservados en las raíces de la vegetación remanente (Cline *et al.*, 2005). En tal situación, los nuevos individuos pueden formar micorrizas no solo con hongos a partir de propágulos resistentes, sino también con especies fúngicas típicas de etapas maduras del bosque.

La sucesión secundaria de los HECM tiene lugar en los suelos de los rodales sometidos al aprovechamiento maderable, en primera instancia las esporas y los esclerocios de las especies existentes antes de las cortas colonizan las raíces de las plántulas emergentes, inmediatamente después de la extracción de la madera; sin embargo, son las hifas del micelio externo las responsables de la micorrización de la regeneración natural en el mediano y largo plazo (Jones *et al.*, 2003; Heinonsalo, 2008).

En un estudio realizado en un bosque de *Pinus pinaster* afectado por un incendio, donde se observó que la riqueza y diversidad de HECM en las nuevas plántulas disminuía cuando aumentaba la distancia a las zonas del bosque no quemadas. Las plántulas que sobrevivieron al incendio presentaron micorrizas con hongos típicos de etapas tardías de la sucesión, es decir de bosques maduros, como *Amanita pantherina* (DC.) Krombh., *Boletus aestivalis* (Paulet) Fr., y *Russula densifolia* (Secr.) Gill.. Colonización que se explica por la conexión de las raíces de estas plántulas con el micelio bien desarrollado del bosque maduro (Buscardo *et al.*, 2009).

El éxito del establecimiento de las plántulas depende de sí la comunidad ectomicorrícica e abierta o cerrada; de tal manera que en los bosques maduros, donde predominan los genets largos, se presenta una gran resistencia a la invasión de esporas, a diferencia de lo que ocurre en las áreas de corta o bosques abiertos por efecto de disturbios en los que tanto las esporas como los esclerocios constituyen fuentes importantes de inóculo (Dahlberg y Stenlid, 1995 citado por Heinonsalo, 2008).

Las esporas presentes en el suelo constituyen, como en el caso de las semillas, bancos de germoplasma disponible para la colonización de nuevas raíces, sobre todo en ambientes sujetos a disturbios de diversa índole; por ejemplo: incendios, periodos de sequías, cambios de uso de suelo – desmonte con fines agrícolas y posterior abandono del terreno-, ganadería extensiva, entre otros.

En este contexto Bruns *et al.* (2002), refieren la colonización de plántulas en un sitio quemado con las especies de HECM del banco de esporas existente antes del

disturbio, de ellas *Rhizopogon* formó micorrizas con las plántulas presentes en las zonas aledañas a las áreas quemadas; en tanto que en los rodales siniestrados se observó que los individuos producto de la regeneración formaron ECM con otros taxa del banco de esporas. A pesar de que en bioensayos se demostró que *Rhizopogon* spp. son de los taxa más abundantes en el inóculo edáfico (Taylor y Bruns, 1999), debido a su gran producción de esporomas, hecho que coincide con otros HECM que como *Rhizopogon* son de carácter especialista, en cuanto a la especificidad de sus fitobiontes (Bruns *et al.*, 2002).

Observaciones en rodales incendiados han revelado una correlación entre la comunidad fúngica hallada en las puntas micorrizadas de las plántulas producto de la regeneración y la producción de ascomicetos epigeos de los géneros *Morchella*, *Gyromitra*, *Sphaerosporella*, y *Tricharina*, taxa que parecen tener un buen desarrollo en suelos con pH alcalino, característicos de los sitios sometidos al fuego (Miller *et al.*, 1998).

Respecto a la sobrevivencia y establecimiento de las plántulas en campo, la presencia de ectomicorrizas en sus raíces les proporciona ventajas para superar de manera satisfactoria el estrés hídrico al cual son sometidas una vez que se transplantan del vivero a los sitios de plantación, sobre todo cuando los HECM involucrados forman rizomorfos en su micelio externo. Dichas estructuras favorecen el flujo del agua a través de sus células huecas (Duddridge *et al.*, 1980); por otro lado la hidrofobia que caracteriza a los rizomorfos evita la pérdida de agua, cuando ésta es transportada a grandes distancias, por ejemplo, de las capas profundas del suelo hacia los fitobiontes (Perea *et al.*, 2009).

Un mecanismo adicional mediante el cual los HECM coadyuvan a superar la deficiencia de agua en el suelo durante el establecimiento de las plántulas, consiste en la modulación de los requerimientos hídricos de sus fitobiontes, al mejorar su nutrición y de esa manera disminuir la demanda de agua por efecto de la transpiración (Perea *et al.*, 2009).

Los HECM participan también de forma relevante en la germinación de las semillas de algunas plantas, en particular de especies que carecen de clorofila. Bruns y Read (2000) mostraron *in vitro* que *Rhizopogon* spp estimula la germinación de las semillas de *Sarcodes sanguinea* Torr. y *Pterospora andromedea* Nutt. (plantas monotropoides). El mismo fenómeno se presenta en orquídeas como *Corallorhiza trifida* Chatelain, cuyas semillas germinan bajo el estímulo de un hongo específico, el cual fue identificado mediante técnicas moleculares (ITS-RFLP) por McKendrick *et al.* (2000) como muy similar a los géneros *Thelephora* y *Tomentella*. Cabe señalar que las señales químicas responsables de tales respuestas, aún no están claramente identificadas, lo cual abre una línea de investigación, por demás interesante de abordar.

Estructura edáfica

Las ectomicorrizas modifican la arquitectura de las raíces de sus hospedantes, debido al desarrollo del manto y del micelio externo, en especial de los rizomorfos. Alteraciones morfológicas que inciden en la fuerza de penetración de las raíces en el suelo, que a su vez, cambian su grado de agregación y la presencia de espacios porosos. Un factor adicional que impacta la estructura edáfica es el contenido de humedad. El incremento en la eficiencia durante la absorción del agua, como respuesta a la existencia de ectomicorrizas, puede hacer que los ciclos humedad – sequía en el suelo se tornen más extremos y en consecuencia su agregación se altera (Six *et al.*, 2004).

En términos generales las ectomicorrizas participan en la formación y estructura del suelo a nivel mecánico y bioquímico (Cuadro 2) (Rillig y Mummey, 2006).

Cuadro 2. Efectos mecánicos, biológicos y bioquímicos del micelio externo en la formación y estabilización de la estructura del suelo.

| Micelio | Papel en la formación | Papel en la estabilización |
|--|--|---|
| Abundancia de las hifas | Entrada de carbono, incide en el nivel de alineación de las partículas | Impacta el nivel de agregación superficial, por ejemplo el tamaño de la red de agregación |
| Deposición de proteínas o exopolímeros | Materia orgánica de unión (glutamina, que actúa como una goma) | Cambios en la polaridad de los agregados (hidrofobia) |
| Crecimiento micelial | Ejerce fuerza física (presión para mantener unidas las partículas) | Continua liberación de carbón procedente de la planta hacia los agregados del suelo permite unir los puntos débiles de toda la red de agregados |
| Arquitectura micelial | Contribuye a la unión de las partículas primarias y a la formación de la red de agregación | Las hifas externas proporciona estabilidad a la red de agregados mediante fuerzas de tensión |
| Descomposición de las hifas | Proporcionan sitios para la formación de microagregados | La adición de carbono a la superficie de los agregados – poros superficiales proporciona revestimiento |

Tomado de Rillig y Mummey, 2006.

Consideraciones finales

Los hongos ectomicorrizógenos son parte fundamental de la biota edáfica, su desarrollo tiene gran influencia tanto en los eventos bióticos, como abióticos que cotidianamente ocurren a nivel del suelo forestal; así mismo cumplen con diversas funciones que su vez inciden en el desarrollo de la vegetación que éste sustenta, es decir, los fitobiontes.

El transporte de agua y nutrimentos del suelo hacia las raíces; el movimiento y regulación entre plantas de nutrimentos, agua, iones y carbono; la regulación de la tasa fotosintética; el aumento de la sobrevivencia de plántulas en las zonas de regeneración natural; la protección radicular contra patógenos, a través de la producción de sustancias antibióticas y de barreras físicas (manto fúngico); Así como las modificaciones de la permeabilidad y estructura del suelo; constituyen acciones que en conjunto forman parte del papel mediador e integrador que desempeñan los HECM dentro de los ecosistemas.

En el ambiente edáfico, los HECM participan en la formación y mantenimiento de la estructura del suelo proporcionándole, fundamentalmente, estabilidad lo que contribuye a prevenir la erosión en ambientes secos y sometidos a fuertes disturbios. Función que cumplen estos organismos a través de las ectomicorrizas y por medio de mecanismos de tipo físico (agregación de partículas, fuerzas de tensión, etcétera), bioquímico (flujo de diversos elementos nutritivos: carbono, proteínas, etcétera) y biológicas (depósito de materia orgánica).

La función de mayor relevancia que cumplen los HECM en los ecosistemas, indudablemente, es la que se refiere a su participación en ciclo de nutrientes, en el cual tiene un papel fundamental pues son los organismos responsables de suministrar a sus fitobiontes los nutrimentos esenciales para su actividad fotosintética, pero que les son inaccesibles por hallarse en el suelo formando parte de compuestos complejos u orgánicos.

Las plantas hospedantes y aquéllas que se interconectan por medio de las redes ectomicorrícicas se benefician de la asociación ECM; ya que por mediación de ésta acceden de manera directa a elementos minerales degradados y con ello evitan un nivel trófico en la cadena alimentaria, la descomposición saprofitica. Además, los HECM tienen la capacidad de mineralizar sustratos rocosos y con ello proporcionar una fuente más de nutrimentos a sus fitobiontes. Lo anterior les confiere ventajas competitivas en la asimilación de nutrimentos, ante los individuos no micorrizados y los micobiontes satisfacen sus requerimientos nutricionales de manera directa, sin pasar por la degradación de los componentes del "humus", ya que la planta hospedante les transfiere carbono producto de la fotosíntesis.

Resultado del intercambio de sustancias nutritivas entre el hongo y la planta es el control en ambos sentidos del flujo de carbono, por ejemplo, y la pérdida de agua a

través de la transpiración de la planta hospedante. Así mismo las ectomicorrizas regulan la tasa neta de la fotosíntesis mediante el control de la demanda de carbohidratos y en consecuencia incide en la productividad de la cubierta vegetal de los ecosistemas. Cabe señalar que los fitobiontes previenen el flujo de los carbohidratos hacía el hongo mediante su acción sobre el flujo de sacarosa al apoplasto común y la hidrólisis de la misma. Dado que existe un control en ambas direcciones, es clara la función homeostática de las ectomicorrizas en los procesos de absorción y transporte de los nutrimentos.

Otro aspecto a considerar se refiere al desarrollo de las redes ECM y su relevancia en la transferencia de nutrimentos desde el dosel de la vegetación, arbórea y del sotobosque, hacía el ambiente edáfico y en sentido contrario; acción que optimiza el uso de los recursos y de energía en los ciclos biogeoquímicos del ecosistema. Además. La existencia de dichas redes, contribuye al establecimiento exitoso de la regeneración natural en áreas sometidas a eventos de disturbio tanto naturales, como de origen antropogénico, pues no sólo les facilitan la accesibilidad a los elementos nutritivos, sino que les garantizan el suministro de agua y son una fuente de inóculo que sumado al banco de esporas promueve la colonización de nuevas raicillas.

Los HECM también son un elemento importante de la cadena alimentaria terrestre; ya que su micelio es fuente de alimento para diversos organismos de la fauna edáfica y sus esporomas constituyen un alimento para pequeños mamíferos y de manera particular para el hombre.

La capacidad de mineralizar y translocar cationes representa una característica de suma relevancia ante el incremento de la lluvia ácida en diferentes ecosistemas forestales, como producto de las actividades humanas.

ASPECTOS ECOLÓGICOS DE LAS POBLACIONES DE HONGOS ECTOMICORRIZÓGENOS

La presencia de los hongos ectomicorrizógenos (HECM) en los ecosistemas forestales se caracteriza por la interdependencia ecológica que existe entre ellos y las plantas vasculares; por lo tanto los cambios ambientales resultan determinantes para el desarrollo de las comunidades fúngicas (Villarreal, 1994).

Los factores que condicionan la presencia y fructificación de los diferentes taxa interactúan entre ellos. Son de tipo biótico, relacionados de manera importante con la fitocenosis y los de carácter abiótico, que se refieren fundamentalmente al edafoclima, las propiedades físicas y químicas del suelo y la fisiografía. Cabe señalar que los últimos años el impacto de las actividades humanas ha sido relevante, sobre todo por los efectos que se derivan de la contaminación, los tratamientos silvícolas o el aprovechamiento sin técnicas de manejo de los recursos forestales.

En el contexto de los elementos bióticos la composición, la edad y la estructura de las formaciones vegetales determinan la diversidad de los macromicetos; ya que las plantas constituyen los hábitats y fuentes de energía para la mayoría de las especies fúngicas, que siempre presentan algún grado de especificidad por el hospedante o el tipo de sustrato (Molina *et al.*, 1992). También son determinantes la biología del suelo y las interacciones con otras especies fúngicas competidoras (Last *et al.*, 1984).

El genotipo del simbionte, es un factor adicional que condiciona la presencia de una especie fúngica; ya que los individuos de un mismo taxon arbóreo o arbustivo pueden tener diferente susceptibilidad a la micorrización por un micobionte, en particular.

Respecto al ambiente abiótico, los parámetros edáficos relativos a la química, física y estructura del suelo son limitantes para muchos hongos, tal es el caso de *Tuber melanosporum* Vittad. (Martínez, 2008). La fisiografía, principalmente por sus efectos sobre el edafoclima y la vegetación, condiciona el desarrollo de muchos hongos. Así, *Tricholoma magnivelare* (Pek) Redhead, crece en sitios con pendientes pronunciadas, rocosas y suelos someros (Zamora-Martínez, 1994; Zamora-Martínez y Nieto de Pascual, 2004).

El impacto humano derivado de la contaminación, la extracción de los recursos forestales sin técnicas de manejo que garanticen la sustentabilidad, el pastoreo extensivo, entre otros, modifican la composición de las micocenosis (Martínez, 2008).

Diversidad de la comunidad de HECM

En las comunidades de HECM, por lo regular, se observa una elevada riqueza de especies, incluso superior a los 100 taxa en pequeñas superficies y una gran cantidad de ellas coexisten en diversos arreglos dentro de volúmenes reducidos de suelo (Horton y Bruns, 2001; Zhou y Hogetsu, 2002; Izzo *et al.*, 2005a). La mayoría

incluye a especies poco frecuentes y un conjunto de taxa raros (Taylor, 2002), las cuales se distribuyen de manera fraccionada en el piso forestal e interactúan unas con otras en sentido positivo y negativo (Gardes y Bruns, 1996). Así mismo se observa una distribución diferencial determinada por las propiedades químicas y mineralógicas del suelo, que resultan en cambios de las especies fúngicas a lo largo del perfil (Rosling *et al.*, 2003).

La diversidad, regularmente, se registra en términos de los siguientes componentes: la riqueza de especies, número de taxa existentes en una localidad, y la equitatividad de la comunidad, esta última es una medida de la abundancia de cada taxón en la comunidad, que en general se consigna como el número o porcentaje de puntas radiculares colonizadas por una especie (Magurran, 1988; Taylor, 2002). Sin embargo, la mayoría de los trabajos sobre el particular son muestreos para un tiempo y lugar específicos, razón por la cual se sugiere distinguir entre la riqueza de especies aparente y la de especies crípticas. La primera se refiere a los taxa fúngicos presentes en un momento dado y bajo un esfuerzo de muestreo determinado; en tanto que, las especies crípticas están por debajo de los límites espacio-temporales del estudio o sólo se presentan como esporas y esclerocios (Taylor, 2002).

El estudio de la abundancia dentro de un taxón implica conocer el tamaño del genet (organismos formados a partir de un cigoto, por lo tanto tienen igual composición genética) en diferentes condiciones ecológicas a fin de evitar que la separación entre las unidades muestrales resulte más grande que el individuo sujeto del estudio. No obstante, todavía el conocimiento sobre la longevidad e integridad del micelio es reducido, lo cual dificulta la definición de los individuos en las comunidades ECM (Horton y Bruns, 2001).

De los factores abióticos que inciden en la diversidad y distribución de los HECM, la heterogeneidad espacial y temporal de los elementos minerales del suelo es determinante en el mantenimiento de la gran diversidad ECM observada en los ecosistemas (Bruns, 1995); Pese a la relevancia de los aspectos edáficos existen pocos estudios al respecto, en particular sobre la distribución microespacial de las ECM. En cambio algunos parámetros edáficos como el contenido de humedad, pH materia orgánica, entre otros se han relacionado con la producción de esporomas (Visser, 1995; Gómez *et al.*, 2002). Gómez *et al.* (2002) para el caso de *Tricholoma magnivelare*, registraron que la aplicación de riego antes del inicio de las lluvias adelanta el inicio de la emergencia de sus esporomas, de 6 a 10 días. Perea-Estrada *et al.* (2009), realizaron un estudio con plántulas de *Pinus patula* Schltdl. *et* Cham. y *P. hartwegii* Lindl. bajo condiciones de invernadero, en el cual probaron diferentes regímenes de humedad edáfica con tres HECM (*Hebeloma* ssp. *Laccaria* sp. y *Clavulina aff. cinnerea* (Bull.) J. Schröt). Los autores tuvieron mayores valores de peso seco total, peso seco, del follaje y raíz; así como de la altura y diámetro del tallo con un régimen de 80 a 100 % en plantas inoculadas con *Hebeloma* spp. En

ambas especies de pino el régimen de humedad edáfica de 80 a 100 % originó mayor crecimiento, en términos de peso seco de la planta, peso seco del follaje, peso seco de raíz, altura de planta, diámetro y producción de raíces cortas.

El disturbio es un factor que también incide en la diversidad fúngica, a nivel del rodal (Lilleskov y Bruns, 2003). Diversos autores han registrado cambios en la sucesión de los HECM en respuesta a fenómenos como incendios, talas inmoderadas o actividades de reforestación o plantaciones, en general introducción de plántulas (Fleming *et al.*, 1986; Visser, 1995; Taylor y Bruns, 1999). Los disturbios físicos, como el fuego y otros factores bióticos que impactan la riqueza de especies en los HECM son: las limitaciones en la dispersión y la edad de los fitobiontes; así como su identidad específica (Visser, 1995; Taylor y Bruns 1999; Ishida *et al.*, 2007; Peay *et al.*, 2007).

Durante la sucesión de los HECM los taxa dominantes cambian a través del tiempo en respuesta a las diferentes estrategias que tienen para colonizar las raíces de sus fitobiontes a partir de esporas o bien del micelio externo y de las redes miceliales; además de su capacidad para persistir después de la colonización (Deacon *et al.*, 1983; Taylor y Bruns, 1999) Otro factor que actúa sobre la riqueza y abundancia de los HECM es la etapa sucesional de los fitobiontes (Smith *et al.*, 2002).

La colonización y la persistencia son afectadas por la disponibilidad de los recursos en el sustrato; de tal manera que las especies que colonizan las raíces de su hospedante, después de un disturbio, a partir del banco de esporas en ambientes ricos en nutrientes podrían no persistir en el largo plazo como resultado de los cambios en la disponibilidad de los recursos, lo que a su vez favorece la colonización de las raíces por taxa fúngicos adaptados ambientes con pocos nutrientes (Lilleskov y Bruns, 2003). Así mismo, si se considera que la germinación de las esporas se estimula por acción de algunos exudados de las raíces; esta acción impacta la micorrización. Al respecto, las esporas de *Rhizopogon luteolus* Krombh., *Suillus luteus* (L.) Roussel y *S. granulatus* (L.) Roussel en cultivo con *Pinus radiata* D. Don. tienen altos porcentajes de germinación, fenómeno que se atribuye a los exudados radicales de la planta (Theodorou y Bowen, 1987).

La composición de la comunidad es afectada por eventos de tipo histórico, conocidos como “efectos priori”, los cuales con frecuencia involucran a colonizadores tempranos cuya presencia impacta en forma negativa el arribo de nuevas especies (Kennedy *et al.*, 2009). En el caso particular de los HECM, las investigaciones sobre el tema han generado resultados contrastantes con relación a las interacciones entre especies. Lilleskov y Bruns (2003) observaron que plántulas de pino colonizadas en principio de manera exitosa por *Rhizopogon occidentalis* Zeller & C. W. Dodge, eventualmente fueron dominadas por *Tomentella sublilacina* Ellis & Holw.) Wakef, lo anterior sugiere que los efectos priori no fueron significativos. Cabe señalar que los autores omitieron en sus experimentos tratamientos con una sola especie; por lo

tanto sus observaciones no son concluyentes (Kennedy *et al.*, 2009). En contraste, se obtuvo un efecto priori muy negativo en la competencia entre *Rhizopogon occidentalis* y *R. salebrosus* A. H. Sm. Igualmente, el tiempo de colonización fue determinante en el resultado de la competencia (Kennedy y Bruns, 2005).

En la competencia entre HECM también inciden las interacciones de antagonismo entre los mismos hongos; así como, la competencia indirecta de su fitobionte por el carbono (Kennedy *et al.*, 2009), esta última implicaría la fragmentación del recurso carbono entre los competidores y con ello un impacto activo en los procesos de competencia (Kennedy y Bruns, 2005). Así mismo, la arquitectura de la raíz y la heterogeneidad del suelo son elementos importantes en la dinámica de las relaciones de competencia (Bruns, 1995). Además, algunos estudios consignan como elementos que favorecen la coexistencia de las especies fúngicas en un mismo hospedante a la fragmentación espacial entre los HECM, en relación a la profundidad del suelo y a la distribución desigual de las puntas radiculares a través de las capas orgánicas y minerales del suelo (Taylor y Bruns, 1999; Kennedy y Peay, 2007)).

En la literatura se documenta la presencia de dos o tres especies dominantes en bosques de *Pinus* (Gardes y Bruns, 1996), en bosques deciduos y en asociaciones de *Larix*. Para un caso particular de éstas últimas Courty *et al.* (2008) observaron hasta cinco taxa como dominantes, con una abundancia relativa muy variable entre dos horizontes edáficos: A1 y A2. Con mayor número de puntas radiculares colonizadas en el A1, el cual corresponde a la zona que concentra mayor cantidad de raíces y donde los procesos de mineralización y movilización de recursos nutricionales son intensos. A partir de estudios moleculares se ha determinado que en un rodal pequeño y monoespecífico la diversidad fúngica es del orden de 50 taxa HECM (Horton y Bruns, 2001).

La riqueza de especies de la comunidad vegetal se correlaciona de manera positiva con la estructura y diversidad de los HECM; no obstante, muy pocos investigadores han abordado el tema (Dickie, 2007; Bruns y Kennedy, 2009). Ishida *et al.* (2007) mencionan que las comunidades de HECM que estudiaron fueron, desde el punto de vista filogenético, significativamente más similares con sus hospedantes y dicha correlación respondió a la preferencia del hospedante más que a una especificidad absoluta. Las limitaciones en la dispersión y la especialización local son determinantes en los patrones de especificidad del fitobionte. Si la dispersión es limitada una alta especificidad del hongo resulta en una desventaja, cuando los hospedantes son raros a través del paisaje (Peay *et al.*, 2008). Las preferencias por un hospedante conllevan a que en bosques con alta riqueza de taxa arbóreos (bosques mixtos) se mantenga una gran riqueza de especies fúngicas ECM (Ishida *et al.*, 2007).

En términos generales, los elementos condicionantes de la riqueza fúngica pueden ser de tipo endógeno, por ejemplo: las variaciones en la disponibilidad de inóculo; así

como los exógenos: accesibilidad a los recursos, intensidad del disturbio, colonización y sobrevivencia de las raíces del fitobionte (Lilleskov *et al.*, 2004).

Estructura de la comunidad de HECM

Uno de los factores que inciden en la estructura de la comunidad ECM es la dispersión de las esporas. Existen registros en la literatura que consignan adaptaciones muy particulares que conllevan a la dispersión de esporas por la intermediación de insectos (escarabajos); aunque en el caso de los hongos epigeos, el mecanismo más extendido es a través del viento; no así en los hipogeos cuyo hábito les restringe de forma considerable las oportunidades para acceder a una dispersión abiótica (Lilleskov y Bruns, 2005). Los mamíferos fungívoros constituyen un grupo de agentes dispersores de hongos como las trufas, las especies que presentan esporomas secuestrados y otros hongos hipogeos (Johnson, 1996; Izzo *et al.*, 2005b; Tedersoo *et al.*, 2009).

El papel de otros animales en el consumo y dispersión de las esporas, como los invertebrados, está poco documentado; aun cuando su participación en la cadena alimentaria implique alteraciones importantes en los patrones de flujo genético tanto en las poblaciones fúngicas, como en la estructura de la comunidad y en consecuencia afectan el funcionamiento del ecosistema forestal (Lilleskov y Bruns, 2005). De los escasos registros del consumo de hongos y la posible dispersión de sus esporas por invertebrados se puede citar a Lilleskov y Bruns (2003) quienes observan indicios de forrajeo en el himenio de muchos esporomas de *Tomentella subulilacina*. Lilleskov y Bruns (2005), demuestran que mediante la endozocoria y la ectozocoria se lleva a cabo la dispersión de inóculo fúngico viable dentro de amplias zonas.

Las técnicas moleculares permiten identificar, en forma consistente, que una gran cantidad de especies de HECM comparten espacios muy reducidos (Horton y Bruns, 2001). Como ocurre con otras especies, la partición de nichos explica esta alta riqueza de especies (Bruns, 1995). No obstante, diversos autores al estudiar la estructura de los arreglos ectomicorrícicos han identificado varios elementos ambientales que inciden en la fragmentación del nicho, entre los cuales hay de tipo edáfico como: la profundidad, la disponibilidad de nutrientes, temperatura, contenido de humedad y tipo de humus (Lilleskov *et al.*, 2002; Izzo *et al.*, 2005a).

Además de los elementos antes mencionados, es importante conocer cómo interactúan los taxa ectomicorrícicos, es decir, identificar y caracterizar las redes de competencia entre ellos, que les permiten coexistir en un espacio determinado (escala local). Estas interacciones competitivas se presentan de manera aleatoria, resultado de la combinación entre la distribución en conglomerados de la mayoría de los HECM y la variación espacial y temporal de los recursos por los que ellos compiten: número de puntas radiculares y los nutrientes edáficos. Por lo tanto para estudiar la estructura de los arreglos de las especies de HECM, se requiere la

generación de modelos que consideren los componentes antes consignados (Kennedy *et al.*, 2007).

Los avances de la biología molecular en el estudio de los HECM, especialmente en lo referente a los patrones espaciales de las especies dentro de las poblaciones ECM, han evidenciado la relevancia de factores tales como: la variación en las tasas de crecimiento de los genets (si forman conglomerados o son solitarios), la estructura interna de los genets, los patrones de establecimiento intraespecíficos y la sobrevivencia de los agrupamientos de individuos (Lilleskov *et al.*, 2004). A nivel de la comunidad los procesos incluyen las interacciones positivas y negativas de las especies; así como las convergencias y divergencias en los requerimientos de los recursos y las respuestas diferenciales a eventos de disturbio (Bruns, 1995).

Los HECM en diferentes ecosistemas se presentan en arreglos integrados por pocas especies dominantes y muchas especies raras (Horton y Bruns, 2001). Esto es particularmente cierto cuando se estudian a escalas muy locales. Izzo *et al.* (2005), observaron en muestras de suelo, separadas apenas 5 cm entre sí, cambios significativos en la composición de los taxa fúngicos, tanto a nivel espacial como temporal. Dichas variaciones, en una escala tan fina, provocan que las muestras de HECM sólo tengan correlaciones espaciales en superficies menores a 2 ó 3 m (Lilleskov *et al.*, 2004). A diferencia de lo que ocurre a escalas de espacio más grandes, por ejemplo el rodal, en dónde se registra más estabilidad en la composición de especies con taxa dominantes, ambos consistentes a través del tiempo (Izzo *et al.*, 2005).

Un factor importante al determinar la variabilidad espacial y temporal es la estructura fúngica que se utilice durante el análisis; de tal manera que, las puntas radiculares micorrizadas tienen una composición de HECM relativamente constante en el tiempo; mientras que, la abundancia en las hifas es más dinámica con modificaciones entre las diferentes estaciones del año. Aunque algunos taxa son constantes durante ese periodo (Peay *et al.*, 2008).

La fragmentación de nichos también es relevante para determinar la estructura de la comunidad ECM. En diversos estudios que involucran a hongos de diferentes grupos funcionales (HECM, saprótrofos y epífitos) evidencian la existencia de una estratificación vertical a nivel del sustrato. Entre los parámetros más sobresalientes están: contenido de nitrógeno, carbono y el contenido de humedad (Peay *et al.*, 2008).

La valoración de los atributos funcionales a nivel de especies o grupos de ellas, aún pendiente, permitirá hacer una mejor interpretación de los cambios en la estructura de la comunidad fúngica a lo largo del eje ambiental; además esa información es básica para llevar a cabo investigaciones que conlleven a la solución de cuestiones referentes al grado de redundancia en comunidades altamente diversas y sobre la

relación entre la estructura de la comunidad fúngica y el funcionamiento del ecosistema (Peay *et al.*, 2008).

Factores que inciden en la distribución temporal de la comunidad ECM.

La colonización de las raíces varía en el tiempo en función de la disponibilidad de recursos, la temperatura, la humedad edáfica y la competencia interespecífica por los recursos suelo – planta. Al respecto, existen registros de un elevado número de especies ECM en las raíces durante el mes de abril, con un punto máximo de la riqueza en el mes de septiembre. Resultados que son consistentes con estudios en los cuales se demuestra que la tasa de elongación de las raíces varía estacionalmente y tiene los mejores periodos de crecimiento durante el rebrote (primavera) y después de la senescencia de las hojas (otoño). Por otra parte la presencia en las raíces de *Cenococcum geophilum* Fr. durante el invierno, incrementa el acceso de los fitobiontes a los nutrimentos y al agua, aún cuando estos estén poco disponibles o bien sean escasos (Courty *et al.*, 2008).

Factores que inciden en la distribución espacial de los HECM.

La distribución de los HECM, básicamente, resulta tanto de sus preferencias ecológicas que definen su nicho potencial, como de las interacciones entre las especies, que a su vez, limitan que otro taxón ocupe el mismo nicho. (Courty *et al.*, 2008). Diversas investigaciones han mostrado que la distribución en conglomerados es la común en estos organismos, en respuesta a la heterogeneidad con la cual se distribuyen los nutrimentos, la humedad y a la composición de la microfauna (Horton y Bruns, 2001; Taylor, 2002; Izzo *et al.*, 2005a).

Estructura filogenética de los HECM

El desarrollo de la herramientas moleculares y bioinformáticas han facilitado los estudios filogenéticos de los hongos, los cuales apoyan la hipótesis de Malloch (1987, citado por Tedersoo *et al.*, 2002) de que los HECM han evolucionado en múltiples ocasiones a partir de ancestros saprótrofos. Al integrar los conocimientos referentes a las estrategias de vida con los de tipo filogenético se tiene que los HECM han evolucionado, y persistido, de manera independiente 66 veces. Tales eventos originaron 27 linajes de Ascomycota correspondientes a cinco ordenes, 37 de Basidiomycota con 10 ordenes y dos de Zygomycota; en tanto que los Pezizales incluyen el mayor número de linajes, con 16 (Cuadro 3). El total de géneros reconocidos con estrategia de vida ectomicorrícica, a la fecha asciende a 249 (Cuadro 4) (Tedersoo *et al.*, 2009).

Cuadro 3. Linajes ectomicorrícicos confirmados con base en estudios moleculares, de isótopos estables, descripciones anatómicas, cultivos puros o filogenéticos.

| Taxa | Linajes |
|---------------------------------------|---|
| ASCOMYCOTA | |
| Dothideomycetes <i>Incertae sedis</i> | /cenococcum |
| Eurotiales | /elaphomyces |
| Helotiales | /acephala macrosclerotiorum; /meliniomyces /helotiales 1; /helotiales 2; /helotiales 3-6 |
| Pezizales | /galactinia; /genea-humaria; /geopora; /hydnotria; /leucangium; /marcelleina-peiziza gerardii; /otidea; /pachyphloeus-amylascus; /pulvinula; /sarcosphaera-hydnotriopsis; /sowerbyella; /sphaerosporella; /tarzetta; /tarfezia-peiziza depressa; /tuber-helvella; /wilcoxina |
| Sordariales | /sordariales |
| BASIDIOMYCOTA | |
| Agaricales | /amanita; /catathelasma; /cortinarius; /descolea; /entoloma; /hebeloma alnicola; /hygrophorus; /inocybe; /laccaria; /paralyophyllum; /tricholoma |
| Atheliales | /amphinema-tylospora; /piloderma |
| Boletales | /austropaxillus; /boletus; paxillus-gyrodon; /pisolithus-scleroderma; /suillus-rhizopogon |
| Cantharellales <i>s. lato</i> | /cantharellus; /clavulina; /ceratobasidium 1; /ceratobasidium 2 |
| Gomphales | /clavariadelphus; /ramaria-gautieria; |
| Hymenochaetales | /coltricia |
| Hysterangiales | /hysterangium |
| Russulales | /albatrellus; /russula-lactarius |
| Sebacinales | /sebacina; /serendipita |
| Thelephorales | /hydnellum-sarcodon; /phellodon-bankera; /pseudotomentella; /tomentella-thelephora; /tomentellopsis |
| ZYGOMYCOTA | |
| Endogonales | /endogone; /densospora |

Fuente: Tedersoo *et al.* (2009).

Cuadro 4. Géneros fúngicos con estrategia de vida ectomicorrícica.

| Taxa | Número de géneros |
|---------------------------------------|-------------------|
| ASCOMYCOTA | |
| Dothideomycetes <i>Incertae sedis</i> | 1 |
| Eurotiales | 2 |
| Helotiales | 9 |
| Pezizales | 53 |
| Sordariales | 1 |
| Pezizales <i>Incerta sedis</i> | 2 |
| BASIDIOMYCOTA | |
| Agaricales | 32 |
| Atheliales | 4 |
| Boletales | 50 |
| Cantharellales <i>s. lato</i> | 10 |
| Gomphales | 5 |
| Hymenochaetales | 2 |
| Hysterangiales | 13 |
| Russulales | 16 |
| Sebacinales | 4 |
| Thelephorales | 9 |
| Thelephorales <i>Incertae sedis</i> | 1 |
| ZIGOMYCOTA | |
| Endogonales | 4 |

Fuente: Tedersoo *et al.* (2009).

Consideraciones finales

La diversidad de los HECM tiene implicaciones directas en la salud de los fitobiontes, en el ciclo del carbono y del nitrógeno; así como en la resiliencia del ecosistema y en su biodiversidad funcional. Dado que los bosques son los principales responsables del secuestro de carbono atmosférico es de vital importancia conocer y entender los factores que inciden en que dicha función se mantenga vigente. En este contexto, el conocimiento ecológico de las poblaciones de hongos ectomicorizógenos es fundamental, pues estos organismos tienen un papel determinante en la salud y sucesión de sus fitobiontes, en los ciclos biogeoquímicos tanto del carbono como de otros elementos nutricionales presentes en el suelo forestal; lo que a su vez incide de manera importante en la productividad vegetal del ecosistema.

Aspectos que aun no son abordados por los diferentes grupos de investigación micológica, pero que aportarían información sobresaliente para entender los patrones ecológicos de las comunidades fúngicas, son los que se refieren a: la sucesión, las características y eventos que impactan los diversos estadios del ciclo de vida de los

HECM, por ejemplo: las estrategias de producción y forrajeo del micelio; los tiempos de germinación de las esporas; la dispersión de propágulos y la determinación del grupo, en el caso de las especies generalistas, o el taxón vegetal con los que forman micorrizas los diferentes taxa fúngicos.

MONITOREO DE LAS POBLACIONES DE HONGOS ECTOMICORRIZÓGENOS

El estudio ecológico de las poblaciones de hongos ectomicorrizógenos (HECM) hasta finales del siglo XX (años ochenta) se realizó a partir de la observación y evaluación de las estructuras reproductivas sexuales, los esporomas. Sin embargo, el desarrollo de las técnicas de la Biología Molecular y su aplicación en el estudio de los hongos abrió todo un campo de acción para los micólogos.

Las herramientas moleculares permitieron acceder al estudio de las estructuras somáticas de los hongos, en donde ocurren las funciones de mineralización e intercambio de metabolitos y agua entre los organismos participantes en la ectomicorriza, los fitobiontes y los micobiontes. Así mismo, se pasó de las aproximaciones morfológicas a las de tipo genético, lo que le dio mayor precisión y veracidad a los resultados generados; ya que reflejan de forma concreta lo que ocurre a nivel de campo, e inclusive en tiempo real.

A pesar de los avances y la aplicación, cada día en mayor proporción, de los métodos moleculares el inventario y monitoreo de los HECM que tienen como unidad de estudio a los esporomas continúa vigente, dada la todavía poca accesibilidad a los equipos para la ejecución de los protocolos propios del trabajo a nivel genético, lo anterior es particularmente cierto en países como México.

Monitoreo y evaluación de esporomas

A partir del concepto de inventario forestal, el cual se define como el procedimiento operativo para recopilar datos cuantitativos y cualitativos de los recursos forestales, los que después de analizarse y documentarse constituyen información básica para el manejo sustentable de los ecosistemas. Los estudios de monitoreo de la producción de las fructificaciones fúngicas, constituyen verdaderos inventarios micológicos. El éxito de los mismos requiere de una buena elección tanto de la estrategia, como del esfuerzo de muestreo (Taylor, 2002). Un criterio de selección importante son las particularidades del área de trabajo (Pilz *et al.*, 2001); puesto que éstas inciden de manera relevante en la emergencia y permanencia de las fructificaciones fúngicas. Entre ellas sobresalen: la composición, edad y estructura de la vegetación (Molina *et al.*, 2001), de manera particular la correspondiente a los estratos arbóreo y arbustivo; ya que en ellos se localizan sus posibles hospedantes. Además, la cobertura del dosel en ambos estratos determina las condiciones de luminosidad, humedad relativa y temperatura del hábitat, las cuales inciden en la formación, maduración y sobrevivencia de los esporomas. Con base en lo anterior, Martínez (2008) afirma que la estratificación por formaciones vegetales es un criterio válido para el estudio de las micocenosis.

La composición química de los suelos, su estructura, contenido de materia orgánica, temperatura y contenido de humedad son elementos que impactan la fructificación de los HECM (Gómez *et al.*, 2002). Al respecto Arteaga y Moreno (2006) refieren que

los rodales de *Abies religiosa* (HBK.) Schltld. et Cham. presentan mayor incorporación de materia orgánica, que a su vez, favorece la actividad fúngica en el piso forestal y con ello se incrementa la emergencia de esporomas; una situación contraria observaron en los bosques de *Pinus hartwegii* Lindl., caracterizados por tener suelos delgados. A nivel edáfico también son importantes las interacciones de competencia intraespecífica e interespecífica que existen entre las diferentes especies fúngicas, como las que se establecen con otros grupos de organismos. La fisiografía por sus efectos sobre el edafoclima, el contenido de materia orgánica y la vegetación limita la presencia de los HECM. Por ejemplo, las áreas de distribución en México para *Tricholoma magnivelare* con mayor emergencia de esporomas se caracterizan por presentar pendientes muy pronunciadas con suelos pobres y alta pedregosidad (Zamora-Martínez y Nieto de Pascual, 2004).

Las variaciones interanuales en la fructificación de los HECM obedecen a los regímenes de precipitación y temperatura propios de los ecosistemas dónde ellos se desarrollan; las fluctuaciones meteorológicas a lo largo del año modifican los periodos de emergencia, maduración y sobrevivencia de los esporomas, durante cada temporada de lluvias (Zamora-Martínez y Nieto de Pascual, 1995; Méndez, 2002; Arteaga y Moreno, 2006; Villanueva-Jiménez *et al.*, 2006; Zamora-Martínez y Velasco, 2008).

Un factor relevante es sin duda la actividad humana, la cual deriva en la contaminación atmosférica con el consecuente depósito de nitrógeno y los efectos de los gases efecto invernadero, en ambos casos impactan la composición química del suelo y con ello la fisiología de los organismos ectomicorrícicos. Para el nitrógeno, en particular, se tienen registros de la disminución en la producción de esporomas al incrementarse el depósito atmosférico de dicho elemento (Lilleskov *et al.*, 2001; Peter y Ayer, 2001).

La compactación del suelo que resulta del pastoreo, de la recolecta intensiva de leña; así como de diversos recursos forestales no maderables, entre ellos los hongos comestibles, inciden en la fructificación de los HECM; ya que el sustrato pierde porosidad y con ello el intercambio gaseoso y el flujo del agua son severamente alterados. Los desmontes por cambios en el uso del suelo (agrícolas, construcción de presas, ganadería intensiva, urbanización, entre otros) y el aprovechamiento maderable sin la aplicación de programas de manejo influyen de manera negativa en la producción de esporomas, como consecuencia de la pérdida de la cobertura vegetal.

Dado que los esporomas constituyen la parte reproductiva sexual de los hongos, propiamente dichos, es factible pensar que el impacto de su recolecta sobre el desarrollo del organismo es mínimo; puesto que su talo permanece intacto en el suelo. En este sentido, estudios documentados con *Cantarellus* spp. consignan datos durante 10 años que apoyan la aseveración anterior; sin embargo el pisoteo impacta de manera negativa la emergencia de esporomas en *C. lutescens* Fr., en el

transcurso de una temporada anual, la casusa probable es que las estructuras dañadas de manera directa sean los primordios; ya que al cesar el pisoteo, la fructificación se recupera (Pilz y Molina, 2001).

La recolecta de HECM comestibles, en especial aquella que se realiza con fines comerciales, incide en la emergencia de esporomas de manera importante cuando los individuos con valor de cambio son ejemplares que aún no esporulan; por ejemplo el complejo de especies denominado *Amanita caesarea* y *Tricholoma magnivelare*. El resultado de este tipo de preferencias comerciales es la disminución de la cantidad de propágulos disponibles para la colonización de raíces.

Métodos de muestreo

Las técnicas de muestreo para la evaluación de la producción de los HECM en sus inicios se basaron en los inventarios de vegetación; sin embargo, un error en la aplicación de los métodos fitoflorísticos para el estudio de las comunidades fúngicas consiste en no considerar la distribución en conglomerados de los esporomas de la mayoría de las especies fúngicas (O'Dell, *et. al.*, 1996).

En este sentido los principales problemas en el estudio de las comunidades de macromicetos ectomicorrizógenos, en comparación con los trabajos de vegetación, son los que a continuación se enlistan:

- La inaccesibilidad de las estructuras vegetativas, el micelio.
- El corto período de vida de los esporomas.
- La marcada periodicidad y las fluctuaciones espaciales y temporales de los esporomas.
- La diversidad de las funciones ecológicas que presentan los HECM.
- Problemas de tipo taxonómico, estos son relevantes sobre todo en países como México donde existen pocos taxónomos especialistas.

Antes de mencionar algunos de los diferentes tipos de muestreo que se han propuesto para la realización del inventario y monitoreo de los hongos, en particular de los macromicetos, se definirán dos conceptos importantes para el estudio de los mismos (Arnolds, 1992):

- a) Micocenosis o comunidad fúngica, hongos que crecen en una fitocenosis y su ambiente, independientemente de su tamaño y grado de heterogeneidad, en términos de explotación y preferencias de sustratos.
- b) Micosinusias, parte estructural de una micocenosis, especies que pertenecen al mismo grupo trófico, presentan igual periodicidad en la producción de esporomas y ocupan el mismo microhábitat.

Arnolds (1992) presenta cinco diferentes aproximaciones metodológicas para el estudio ecológico de los hongos, a saber: micocenológica, micosinusal, micoflorística, autoecológica y la geográfica.

Las aproximaciones micocenológicas comprenden los inventarios de todos los hongos (esporomas) presentes en un rodal, o en un hábitat previamente seleccionado con base en repetidos muestreos cualitativos y cuantitativos en parcelas seleccionadas. Los primeros trabajos de este tipo se realizaron en los años 30s.

Si la investigación comprende sólo una parte de la comunidad fúngica, por ejemplo los hongos que se desarrollan en un microhábitat o un grupo funcional en particular (los hongos ectomicorrizógenos de la especie *Pinus teocote* Schiede ex Schltdl.); entonces, la aproximación será de tipo micosinusal.

Las investigaciones micoflorístico-ecológicas incluyen el estudio de la micobiota en áreas relativamente extensas, con una cubierta vegetal heterogénea; lo que permite generar listados de especies que tiene como ventaja el incluir taxa que crecen en hábitats muy reducidos.

Las aproximaciones autoecológicas se refieren a investigaciones de una o pocas especies fúngicas en relación a su rango ecológico o preferencia por una comunidad vegetal en particular, por ejemplo los ambientes rocosos (Van Shöll *et al.*, 2007).

Por último, los trabajos de tipo geográfico hacen referencia al registro de la presencia de los taxa fúngicos de una región sobre un mapa detallado de la vegetación presente en la misma, dicha cartografía puede o no incluir datos de tipo ecológico. Estos trabajos son escasos; no obstante, representan una fuente de información muy valiosa para el diseño de programas de manejo sustentable de hongos; ya que permiten conocer la distribución actual de las especies fúngicas y mediante el uso de sistemas de información geográfica, es posible definir las áreas de distribución potencial de las especies consideradas; a partir de las cuales se determina la aptitud del terreno para la delimitación de zonas aptas para la conservación y el manejo (Segundo, 2007; López, 2009).

Un ejemplo de la generación de mapas de distribución de especies de hongos es el estudio realizado por Reygadas *et al.* (1997) en bosques de pino-encino del estado de Hidalgo, México en el cual se presenta la distribución conocida y las áreas con potencial para el crecimiento de la especie *Tricholoma magnivelare*.

Selección de las unidades de muestreo

Las unidades de muestreo más frecuentes en la estimación de la producción de esporomas corresponden a parcelas y transectos de diferentes formas y tamaños. Los transectos se recomiendan cuando la producción se distribuye de manera irregular, en conglomerados o manchones a través de toda la superficie evaluada o bien cuando las asociaciones vegetales cambian abruptamente en el bosque bajo estudio. El ancho de cada transecto se establece en no mayor a 5 m, a fin de evitar errores humanos durante el muestreo (Martínez, 2008). Las parcelas se utilizan cuando los rodales son más homogéneos; aunque las superficies han sido muy variables. Así mismo se han propuesto modelos combinados (Martínez, 2008).

La mayoría de los estudios se basa en el análisis de un número reducido de parcelas grandes de muestreo, seleccionadas con base en criterios de homogeneidad, área mínima y representatividad; sin embargo, estas características son difíciles de determinar. Así por ejemplo, en el caso de la homogeneidad, para un momento en particular los esporomas presentes constituyen sólo parte de las especies ECM que crecen en una localidad específica y en general únicamente se refieren a los hongos epigeos.

La definición del área mínima en el caso de los hongos se dificulta debido a que el número de taxa se incrementa a medida que se aumenta el tamaño de la parcela de muestreo, en respuesta a la periodicidad y fluctuaciones espaciales de los esporomas. El constante aumento en el registro de especies fúngicas a medida que crece la superficie de muestreo se atribuye a diversos factores: al gran tamaño que tiene el micelio (se han medido anillos de hasta 50 m de diámetro), al desarrollo en grupos de la mayoría de los taxa, a la rareza de muchos de ellos y a la exclusión mutua entre micelios de diferentes especies (Arnolds, 1992).

Con base en lo antes expuesto se sugiere tomar en cuenta al momento de definir el número de parcelas de muestreo los siguientes aspectos: si se trabaja en hábitats homogéneos, es decir con vegetación y topografía uniformes, se podrá establecer un número reducido de parcelas (mínimo de cinco); cuando se trate de hábitats heterogéneos el número de parcelas deberá ser mayor. Con respecto al tamaño autores como Barkman (1987), sugieren para el caso de bosques y asociaciones arbustivas el establecimiento de parcelas con una superficie de 1,000 m² y en pastizales el área propuesta es de 500 m².

En términos generales la elección del tamaño óptimo de la unidad muestral representa todo un reto para los investigadores. Además de los aspectos señalados en los párrafos anteriores es necesario considerar la distribución espacial de los esporomas. Dado que la mayoría de las especies de HECM presentan patrones agrupados, el uso de parcelas no muy grandes pudiese resultar en muchas parcelas con cero presencia de esporomas; al incrementar el tamaño de la unidad muestral se evita ese problema en años de poca productividad, pero cuando esta es alta el número de fructificaciones cuantificado sería muy grande y posiblemente innecesario, es decir se tendría un sobremuestreo. El pisoteo frecuente durante el levantamiento de los datos de campo es muy común, una manera de prevenirlo consiste en establecer parcelas rectangulares de apenas 2 m de ancho (Piliz y Molina, 2001).

El tamaño de las unidades muestrales es muy variable (Cuadro 5), lo que dificulta la comparación de la información generada entre los diversos estudios de productividad y en general los ecológicos. En relación a estos últimos, Garibay- Orijel *et al.* (2009) utilizaron transectos de 4 m de ancho y 33 m de largo con la intención de favorecer el muestreo de numerosos microhábitats. El establecimiento de las unidades de

muestreo fue al azar y en diferentes ubicaciones, dentro de la zona de estudio, en cada temporada de lluvias (2001 y 2002).

Los datos resumidos en el Cuadro 5 evidencian un aparente efecto del tamaño de la unidad muestral en las estimaciones de la productividad de los HECM. Sin embargo, es muy arriesgado definir ese tipo de relaciones, pues los monitoreos consignados se hicieron en condiciones ambientales muy diversas. En general se observa, al menos cuando se emplean parcelas, que el incremento en el tamaño de las mismas genera información bastante constante, por lo que se infiere que este tipo de muestreo permite hacer buenas aproximaciones respecto al valor de la productividad en periodos y tipos de vegetación similares. Al usar parcelas con superficies pequeñas en condiciones ambientales y temporales parecidas se observa una aparente sobrestimación de la productividad (Cuadro 5). Sin embargo, se requiere de la evaluación estadística del efecto del tamaño y forma de las unidades muestrales en los cálculos tanto de la productividad, como de otras características de las poblaciones fúngicas (abundancia, riqueza de especies, frecuencia, etcétera), a fin de concluir si las diferencias observadas son estadísticamente significativas. Además los análisis estadísticos deben considerar unidades de muestreo homogéneas en lo que se refiere a vegetación, topografía y clima.

Una aproximación relativamente válida se presenta en el Cuadro 6, a partir de información obtenida en cuatro parcelas permanentes de monitoreo ubicadas en bosques de *Pinus teocote* – *Quercus* spp del suroeste del estado de Hidalgo (periodo 1994-2000), con una periodicidad de recolecta de una vez por semana durante la temporada de lluvias (julio-octubre) (Zamora-Martínez, Informe técnico). En este caso se obtuvo un coeficiente de correlación de -0.895 entre el tamaño de parcela y la estimación total de la producción de esporomas. Lo que muestra una alta asociación entre ambas variables. El signo negativo indica que al incrementar el tamaño de la unidad de muestreo la estimación de la producción de disminuye.

En el mismo contexto, Luoma (1991) afirma que en las superficies de muestreo inferiores a los 800 m² se observa una tendencia a sobrestimar la productividad fúngica; en tanto que Richardson (1970, citado por Martínez, 2008) menciona que al disminuir el área total muestreada, la varianza en la estimación de la producción aumenta y lo mismo ocurre con la variación en el número de especies observadas.

Cuadro 5. Algunos ejemplos de unidades muestrales (tamaño y forma) y la producción estimada de HECM.

| Localidad | Producción kg ha ⁻¹ | Número de especies | Tamaño de la unidad muestral m ² | Superficie muestreada m ² | Núm. años muestreados | |
|--|-----------------------------------|-----------------------|--|--|------------------------------|----|
| Bosque de <i>Pinus</i> spp. | | | | | | |
| México | | | | | | |
| Tlaxcala Volcán Malinche, Huamantla | La | 13.557** | 35 | 1,000 | 10,000 | 3 |
| Volcán Malinche (4) | La | 55.50 | 22 | 900 | 1,800 | 1 |
| Terrenate | | 16.0** | 36 | 1,000 | 10,000 | 3 |
| Tlaxco Nanacamilpa | y | | 78 | 1,000 | 60,000 | 1 |
| Distrito Federal | | | | | | |
| Topilejo, Tlalpan | | 65.52* | 29 | 400 | 800 | 3 |
| Estado de México | | | | | | |
| Sta. Catarina del Monte | | 107.3 | 15 | 10,000 | 10,000 | 1 |
| Oaxaca | | | | | | |
| Ixtlan de Juárez | | 59.01 ^a | 106 | 132 (4 x 33 m) | 105,600 | 2 |
| Puebla | | | | | | |
| San Juan Tetla | | 20*** | 35 | 2,500 | 5,000 | 2 |
| Veracruz | | | | | | |
| Cofre de Perote | | 5.37 a 48.23 | | | 20,000 | 5 |
| España | | | | | | |
| Pinar Grande | | 151.76 | 119 | 150 (35 x 5 m) | 2,700 | 10 |
| | | 5.37 ^b | <i>Boletus edulis</i> | 300 (transectos) | 27,000 m (longitud total) | 1 |

Continúa

| Localidad | Producción kg ha ⁻¹ | Número de especies | Tamaño de la unidad muestral m ² | Superficie muestreada m ² | Núm. años Muestreados |
|---|-----------------------------------|--------------------------|--|--|--------------------------|
| Bosque de <i>Abies religiosa</i>, <i>Pseudotsuga</i>, <i>Tsuga</i> | | | | | |
| México | | | | | |
| Tlaxcala Nanacamilpa | 45.645** | 37 | 1,000 | 10,000 | 3 |
| Volcán La Malinche, Cañada Grande(2) | 59.6** | 79 | 1,000 | 10,000 | 3 |
| Tlaxco | 36.9** | 75 | 1,000 | 10,000 | 3 |
| Piedra Canteada, Nanacamilpa (2) | 41.9** | 73 | 1,000 | 10,000 | 2 |
| Volcán La Malinche (3) | 92.10* | 61 | 400 | 3,200 | 3 |
| Volcán La Malinche (4) | 181.13 | 28 | 900 | 1,800 | 1 |
| Estado de México | | | | | |
| Sta. Catarina del Monte | 214.10 | 21 | 10,000 | 10,000 | 1 |
| Puebla | | | | | |
| San Juan Tetla | 73*** | 47 | 2,500 | 5,000 | 2 |
| Finlandia | | | | | |
| | 840 ^c | | 1,600 | 76,800 | 5 |
| Estados Unidos de América | | | | | |
| Oregon | 1.6 ^{cd} | | 215 | 100 (2 x 50 m) | 18,700 |

*Datos totales de tres temporadas de lluvias; **promedio de tres temporadas; ***promedio de dos temporadas; ^a bosque de *Pinus-Quercus* (muestreo en transectos); ^b Producción bruta; ^c Peso seco; ^d Rodales de *Pseudotsuga menziesii* y *Tsuga heterophylla*.

Fuente: Alvarado y Manzola (1993); Villarreal (1994); Hernández-Díaz (1998); Smith *et al.*, (2002); Martínez (2008); Ortega-Martínez y Martínez-Peña (2008); Zamora-Martínez (2008); Garibay-Orijel *et al.* (2009); Zamora-Martínez *et al.* (2009).

La distribución de las unidades de muestreo depende de los objetivos de la investigación; de tal manera que cuando el propósito es conocer la productividad de los HECM en un ecosistema, el cual pudiese ser un predio forestal con diferentes asociaciones vegetales (*Pinus-Quercus*, *Pinus-Quercus-Juniperus*, *Pinus* spp.), las unidades muestrales deberán establecerse al azar a todo lo largo de las diversas

condiciones. Cuando se pretende estimar la productividad en un hábitat en particular, la recomendación es que las unidades de muestreo se ubiquen dentro de las condiciones ambientales de interés y se excluyan las áreas que no cumplan con las mismas (Pilz y Molina, 2001).

Cuadro 6. Producción promedio de hongos comestibles en bosques de *Pinus teocote* – *Quercus* spp. ubicados en el sureste de Hidalgo (1994-2000).

| Localidad | Unidad de muestreo* m ² | Producción promedio (peso fresco) kg año ⁻¹ ha ⁻¹ |
|----------------------------|---------------------------------------|---|
| Xahuayalulco | 1000 | 22.295 |
| Cumbre de Muridores | 943.6 | 14.166 |
| Sn. Pedro Hutzotitla | 904.8 | 22.024 |
| Los Copados | 656.5 | 40.205 |
| Coeficiente de correlación | | -0.8959 |

*Parcelas cuadradas

Un elemento adicional que debe tomarse en cuenta al momento de establecer las unidades de muestreo en el campo es la topografía del lugar, la cual en general para el caso de los bosques de México es bastante accidentada, siempre hay que compensar la pendiente cuando se identifiquen los límites de las parcelas o transectos. Si no se toma en cuenta este aspecto, el resultado son unidades muestrales heterogéneas en cuanto a forma y tamaño, que originan errores en las estimaciones de la producción.

Para el caso de que el estudio cubra grandes superficies, regiones o cuencas hidrográficas, adquieren relevancia los sistemas de información geográfica como herramientas útiles para la localización de las parcelas o transectos, a partir de los requerimientos abióticos propios de las áreas dónde se desee evaluar la productividad. La información base para la aplicación de estos métodos incluyen: tipo de vegetación, datos meteorológicos (temperatura media anual o mensual, precipitación total anual o mensual), edáficos (tipos de suelo, textura, pH, contenido de materia orgánica), fisiográficos (altitud, pendiente); además del uso de suelo, la información geográfica referente a división política y existencia de caminos.

Una limitante del modelado es la falta de cartografía a escala municipal que garantice una buena resolución de los resultados; no obstante, los sistemas de información geográfica (SIG) constituyen herramientas prácticas para el diseño del muestreo a la escala de paisaje, sobre todo el método conocido como evaluación multicriterio espacial (Paegelow *et. al* 2003).

Con base en la aplicación de los SIG es factible realizar estudios regionales que permiten determinar los factores que inciden en la distribución de las especies ECM:

- Cambios de uso del suelo.
- Distribución de tipos de suelos.
- Incendios.
- Aprovechamientos maderables sujetos a manejo o sin programas de manejo.
- Impacto del cambio climático.

Además se genera información cartográfica y de superficie básica para la determinación del estatus de conservación de las especies. En general se obtienen bases de datos que apoyan la ejecución de prospecciones para la ejecución de trabajos más precisos; así como para la elaboración de programas de manejo regionales; aportan información preliminar para el diseño de muestreos aplicables en los inventarios de las poblaciones fúngicas ECM y en los estudios ecológicos (Peay *et al.*, 2007).

En México los SIG son una herramienta de muy reciente aplicación en el estudio de los HECM. Sobre el particular existen tres estudios, en el primero se presenta la cartografía de la distribución conocida y potencial de 48 especies de hongos comestibles en la región central del país, que comprende: Guanajuato, Hidalgo, Tlaxcala, Puebla, Estado de México, Morelos, Veracruz y el Distrito Federal (Zamora-Martínez *et al.*, 1999). El segundo se refiere a una revisión del estatus de conservación del complejo *Boletus edulis*, en el cual se generó la cartografía correspondiente a su distribución actual y el análisis correspondiente a la aptitud de terreno con la cual se definieron las superficies potenciales para el desarrollo de las especies agrupadas bajo la denominación de *B. edulis* en tres categorías: muy aptas, aptas y no aptas, todas con su respectiva parte cartográfica (Segundo, 2007). Por último está un trabajo a nivel estatal referente a la distribución de 16 especies fúngicas comestibles en los bosques templados de Oaxaca. Los mapas que incluye el autor, además del geográfico, son los correspondientes a la presencia de los taxa considerados en los diferentes tipos de suelo, climas y asociaciones vegetales (uso de suelo) a una escala de 1: 250,000 (López, 2009). Así mismo se elaboró la cartografía correspondiente a la distribución potencial, con el cálculo respectivo de la superficie potencial para los mismos taxa (Zamora-Martínez *et al.*, 2006).

En la actualidad los métodos de muestreo están en plena evolución y en la búsqueda de una mayor precisión en las estimaciones que ellos generan. Un ejemplo de ello es el muestreo por transectos dirigidos, que consta de dos etapas, la primera diseñada con un determinado ancho de banda y la segunda consiste en un submuestreo en franjas o recorridos guiados por la información conocida. El método se distingue de otros similares en que se basa estrictamente en la probabilidad del muestreo (Stahl *et al.*, 2000, citado por Martínez, 2008).

Un aspecto determinante en la definición del tipo y dimensión de la unidad de muestreo, sin lugar a dudas es el objetivo del estudio, es decir, qué se pretende conocer, determinar o evaluar. En este sentido, Feest *et al.* (2009) proponen un método de muestreo para el registro de la biodiversidad en macromicetos que consiste en el registro del número de esporomas existentes en 20 parcelas circulares de 4 m de radio, lo que da una superficie de 1000 m², localizadas a lo largo de un transecto. A partir de los datos de campo se obtienen los siguientes índices:

- Riqueza de especies. Número de especies por unidad de área (1,000 m²)
- Equitatividad / Dominancia. Índices de Shannon-Wiener, Simpson y el de Berger-Parker, basados en el número de esporomas y la biomasa relativa de las especies.
- Densidad /población. Número total de esporomas en 1,000 m².
- Biomasa relativa. El área del píleo multiplicada por el número de individuos (esporomas).
- Índice del valor de conservación de la especie. Calculado como un número medio que representa lo común / rareza de las especies registradas y referidas a una autoridad taxonómica.

La información generada proporciona una visión clara y completa de la calidad de la biodiversidad; ya que los índices calculados permiten comparar estadísticamente sus tendencias en las escalas espaciales y temporales entre sitios y grupos taxonómicos.

Unidad de estudio y parámetros a evaluar

Una vez definidos el número y tamaño de las parcelas de muestreo, es importante determinar el tratamiento que se le dará a la información de campo, en función de los objetivos del estudio que se lleve a cabo. Básicamente se deberá seleccionar entre uno cualitativo, el cual tiene como propósito la elaboración de listados de las especies presentes en la zona de estudio. En este caso el principal problema al que se enfrenta el investigador es de tipo taxonómico; ya que para la determinación de complejos de especies hay poca bibliografía especializada, pero sobre todo el número de expertos en esos taxa, al menos en México, es deficitario. Lo anterior constituye un factor de generalidad que incide en los resultados y que debe considerarse de manera muy especial al momento de interpretarlos pues los componentes taxonómicos de tales complejos podrían tener diferentes intervalos adaptativos al ambiente.

El segundo enfoque es cuantitativo, las medidas más usadas son el conteo de esporomas, la frecuencia (porcentaje de unidades de muestreo en las cuales un taxon está presente o ausente) y la biomasa, en peso fresco o seco. La frecuencia es una aproximación del área colonizada por una especie (solo representa la parte sexual del ciclo de vida del organismo), por lo que es un indicador de la distribución; la biomasa de los esporomas representa los cambios en la reserva de energía del hongo, de manera parcial pues en realidad refleja el gasto energético de la reproducción sexual; mientras que su número permite conocer la variación anual de

la productividad en una especie (Arnolds, 1992). La disponibilidad, a diferencia de la abundancia de los esporomas, refleja la cantidad de recursos y energía que un hongo transfiere a los siguientes niveles de la cadena trófica, razón por la cual es un término propuesto para ser utilizado en los estudios ecológicos con HECM (Garibay-Orijel *et al.*, 2009).

La unidad de estudio en las investigaciones consideradas en esta sección son los esporomas; aunque tienen la desventaja, misma que ya se planteó en párrafos anteriores, de que se desconoce qué proporción de ellos se correlaciona con la extensión, distribución, estructura y funcionalidad del micelio, parte vegetativa del ciclo de vida del organismo. Cabe señalar que el micelio tiene mayor significado ecológico que el esporoma; dado que en el primero se realizan todas las actividades de absorción, translocación y transporte de los nutrimentos y agua en los dos sentidos: hongo ---- planta ---- hongo. En tanto que el segundo es la estructura en la cual se forman las esporas, es decir, constituye la parte sexual del hongo.

Los parámetros a evaluar en las unidades de estudio durante el muestreo son:

- a) Abundancia o densidad, número de esporomas presentes en una unidad de muestreo al momento de la evaluación.
- b) Peso y tamaño, permite determinar la productividad de manera directa al recolectar todos los individuos existentes en una unidad muestral y pesarlos en seco o en fresco; sin embargo, es un método destructivo y muy laborioso.
- c) Frecuencia espacial, representa el número de unidades muestrales en las que una especie está presente.
- d) Frecuencia temporal.
- e) Riqueza de especies, número de taxa identificados en el sitio de estudio (totalidad de las unidades muestrales).

El registro de los datos de campo implica dos tipos de muestreo, destructivos y no destructivos. En los primeros se extraen los esporomas presentes en las unidades muestrales, en algunos estudios la recolecta es de todos los individuos ECM presentes, o bien de manera selectiva en relación a una especie, a un uso en particular (Arteaga y Moreno, 2006; Martínez, 2008; Zamora-Martínez *et al.*, 2009) o con base en criterios de tamaño y frecuencia (Garibay-Orijel *et al.*, 2009).

El muestreo no destructivo implica dejar el esporoma en el sitio de emergencia, pero sí marcarlo con etiquetas biodegradables o banderines de colores; con ello se evita medir o contabilizar en más de una ocasión un individuo. Ortega-Martínez y Martínez-Peña (2008) proponen el muestreo mediante el marcado y seguimiento de esporomas para diferenciar la producción bruta estimada. Los autores dividen a las fructificaciones de la siguiente manera: individuos inmaduros susceptibles de recolectarse, ejemplares maduros susceptibles de recolectarse, esporomas recolectados, hongos consumidos por la fauna y esporomas malogrados.

Con respecto a la evaluación de la productividad, si bien la biomasa se registra en términos del peso seco y este es un valor más preciso, sobre todo para los hongos en cuyos esporomas se observan variaciones en su contenido de humedad de un día a otro; sin embargo, su determinación es muy laboriosa cuando se tienen grandes cantidades de material por procesar. En tanto que el peso fresco se obtiene directamente en el campo y en función de la disponibilidad del recurso, en especial con los hongos recolectados para consumo humano, este dato es más significativo (Pilz y Molina, 2001; Garibay-Orijel *et al.*, 2009).

Para fines prácticos la estimación de la productividad de los HECM de uso comestible en términos del peso fresco, representa un valor de gran utilidad; ya que la venta de este recurso forestal no maderable, justamente se efectúa en fresco. Por lo anterior las autorizaciones para su recolecta comercial siempre consideran cotas de aprovechamiento bajo esas condiciones.

Frecuencia y duración de los muestreos

La definición del tiempo que debe durar un monitoreo, inventarios realizados durante varios años, de las poblaciones silvestres de hongos en una localidad específica; así como de la frecuencia con que se lleve a cabo el registro de los datos de campo, tiene que considerar las variaciones temporales de la emergencia de los esporomas. Lo anterior conlleva a la realización de muestreos muy frecuentes en períodos largos de tiempo. La consecuencia de esto es que los monitoreos del recurso micológico resulten costosos en términos de horas / hombre de trabajo.

Dado que las especies de HECM fructifican en forma continua o bien de manera intermitente durante cada etapa de emergencia, el inventario correspondiente a una temporada representará sólo un porcentaje del total de la productividad del sitio o hábitat de interés. Por lo anterior, los monitoreos que incluyen varios años, resultan adecuados para estimar la productividad de un hábitat o de un sitio. Los monitoreos de mediano y largo plazo permiten detectar tendencias estadísticamente significativas en la productividad (Pilz y Molina, 2001)

Las visitas a las unidades muestrales serán con intervalos cortos de tiempo entre ellas debido a la existencia de especies cuyos esporomas son de corta duración, es decir, viven pocos días, tal es el caso de los géneros *Boletus* y *Suillus*; a diferencia de algunos taxa del grupo de los Gasteromycetes que sobreviven de uno a cuatro meses (Arnolds, 1992). Datos sobre la vida media del esporoma de algunos HECM hacen referencia a periodos reducidos en el caso de *Russula emetica* (Schaeff.) Pers. y *Lactarius rufus* (Scop.) Fr. (4 - 7 días) y prolongados para otros: *Paxillus involutus* (Batsch) Fr. e *Hygrophoropsis aurantiaca* (Wulfen) Maire (12 - 20 días), los cuales son modificados por las condiciones ambientales del hábitat (Martínez, 2008).

La periodicidad de la producción de los esporomas es un carácter específico, sobre todo en las regiones templadas, que influye en la presencia o ausencia de algunas

especies fúngicas ectomicorrizógenas; así en términos generales, la fructificación es temprana en hábitats con alta humedad tanto en el suelo como en el aire. Esta característica de los carpóforos también varía a nivel regional, en los países del hemisferio norte en los que predominan los clima de tipo templado por lo regular los HECM fructifican en verano y finales del otoño; en tanto que en el Mediterráneo lo hacen entre el invierno y la primavera, meses en los que se manifiestan las lluvias. Especies fúngicas con presencia de esporomas a lo largo del año muestran variaciones en su productividad entre las estaciones. Por ejemplo, en zonas boreales la emergencia de esporomas es más importante en la primavera, época en la que se presenta la precipitación pluvial anual más importante, que en otoño (Luoma *et al.*, 1991).

Otro factor determinante para acotar en términos del tiempo un estudio de monitoreo son las variaciones en la producción de esporomas entre un año y el siguiente, éstas pueden ser cuantitativas o cualitativas, en el caso de las últimas hay especies que dejan de fructificar uno o más años, lo cual es una característica propia de cada taxon; también responde a condiciones ambientales como: la presencia o ausencia de precipitación, variaciones de temperatura (Pilz *et al.*, 1999; Zamora-Martínez y Velasco, 2008), productividad del humus, la vitalidad del arbolado y la sucesión vegetal, sobre todo cuando hay eventos de disturbio drásticos que inciden en la cubierta vegetal, tal es el caso de los incendios y el desmonte por cambios en el uso del suelo (Martínez, 2008). Los tres aspectos antes descritos condicionan que los estudios de monitoreo e inventario de los HECM se realicen con muestreos muy frecuentes, semanales o mensuales y en períodos de al menos cinco años. Arnolds (1992) considera que después de seis años de muestreos en parcelas con una superficie de entre 500 y 1,000 m² es factible registrar 75% de las especies fúngicas que se desarrollan en una localidad específica.

Manejo de los datos de campo

El resultado de que el muestreo se lleve a cabo durante varios años, en numerosas parcelas y con visitas muy frecuentes, es que la comparación entre diferentes estudios sea muy difícil; ya que los tamaños de parcelas, la periodicidad de los muestreos y la duración de las investigaciones, generalmente son muy heterogéneas.

La comparación de resultados obtenidos entre parcelas se hace fundamentalmente mediante el grado de presencia *versus* el porcentaje de parcelas en el que una especie está presente, lo cual determina el grado de fidelidad (Arnolds, 1992). Otro criterio para comparar los resultados entre parcelas es la similitud, la cual se calcula mediante índices, como el Tripartita (Tulloss, 1997). En lo que se refiere al uso de análisis numéricos, en los estudios micológicos se emplean los análisis de correlación que normalmente se utilizan en los estudios de vegetación.

Una herramienta de poco uso en la evaluación de la productividad de los HECM son los modelos predictivos o ecuaciones que estiman el valor de una variable dependiente, en función de una o varias independientes. Las ventajas de su aplicación consisten en:

- Calculan la variable dependiente con base en la medición sencilla de otras, en consecuencia el tiempo requerido para realizar el trabajo de campo disminuye significativamente.
- La estimación se hace “a priori”, es decir, se puede conocer antes del aprovechamiento de la especie objeto de estudio.
- Los modelos o ecuaciones de predicción son de fácil aplicación, únicamente se necesita conocer las variables independientes.
- Método no destructivo, por lo tanto su impacto ecológico es menor.
- La variable por estimar está altamente correlacionada con otras características del recurso sujeto al aprovechamiento, por lo tanto el valor determinado con un modelo predictivo que considera variables auxiliares resulta más preciso que una simple media aritmética.

Las fórmulas de predicción son comunes en la evaluación de recursos forestales maderables; sin embargo, en los no maderables sólo existen intentos aislados para la generación de este tipo de herramientas dasonómicas. En este caso los parámetros susceptibles de incorporarse son los climáticos (temperatura y precipitación), edáficos (pH, contenido de humedad, temperatura, contenido de materia orgánica), dasométricos (edad del arbolado, altura total, área de copa, diámetro normal) y el número y peso total de las especies de hongos. A la fecha se han obtenido resultados promisorios en la generación de modelos con base en alguna (s) de las variable (s) antes enunciadas, con valores de R^2 de 0.60 a 0.89 (Gómez *et al.*, 2002; Arteaga y Moreno, 2006; Zamora-Martínez y Velasco, 2008; Zamora-Martínez *et al.*, 2009).

Otros aspectos considerados para la estimación de la productividad fúngica son las interacciones entre las características morfológicas propias de cada tipo de hongo y su peso fresco. En este sentido, hay referencias sobre la existencia de una relación directa del diámetro del pie (estípite) del “hongo blanco de ocote” (*Tricholoma magnivelare*) (Gómez *et al.*, 2002) y del diámetro del sombrero (píleo) del “duraznillo” (*Cantharellus formosus* Corner) (Pilz *et al.*, 2001), con el peso de sus esporomas.

Monitoreo y evaluación del micelio

El desarrollo de las técnicas moleculares y su aplicación en el estudio de las ectomicorrizas ha evidenciado que el patrón de distribución de los esporomas, generalmente, no corresponde con el de las ectomicorrizas (ECM) y que hay fuertes variaciones entre las especies. En ocasiones una alta diversidad a nivel de esporomas corresponde con una baja presencia de (ECM). Algo similar ocurre con la distribución temporal (Gardes y Bruns, 1996).

En respuesta a dichas discrepancias la manera de abordar el estudio de las comunidades ECM debe ser desde una perspectiva holística, que integre la evaluación de las estructuras de reproducción sexual, esporomas, con la parte correspondiente a su fase vegetativa, el micelio, y la interfase planta – hongo (ectomicorriza).

En general la tendencia es en el sentido de implementar técnicas que permitan el estudio de conjuntos con gran número de muestras, pero sin altos costos de trabajo y tiempo, cuyos resultados respondan a los cuestionamientos sobre la variabilidad espacial y temporal y las funciones de los HECM, todo ello en diversas escalas.

Métodos tradicionales: morfo – especies

La identificación de las ectomicorrizas con base en las características morfológicas de las puntas de las raíces fue una alternativa muy popular para el estudio de las comunidades ECM, hasta el advenimiento y aplicación de las técnicas moleculares. La primera opción tiene la desventaja de que su resolución taxonómica es baja e implica una inversión alta en horas de trabajo para la caracterización de las unidades de estudio (puntas radiculares). En general son útiles para identificar morfoespecies, morfotipos en la mayoría de los casos, proporcionan una aproximación al arreglo de las especies ECM en la raíces de sus fitobiontes; así como a la abundancia y riqueza de los HECM, pero esta visión es más de carácter cualitativo. Sin embargo, la información referente a la función de las ectomicorrizas en el ecosistema no es posible generarla mediante este método.

Dado que un morfotipo es posible que incluya varios tipos genéticos o bien uno monogenético pueda dividirse a través de múltiples morfotipos, los estudios que se basan en las características morfológicas de las ectomicorrizas tienden a sobrestimar la riqueza de las especies de HECM (Martin, 2007).

Las técnicas para la caracterización morfológica de las ectomicorrizas han sido desarrolladas por Agerer (1991) y Goodman *et al.* (2000) (citado por Molina *et al.*, 2001). Consisten en una clasificación de la morfología externa de la ectomicorriza: tipo y dimensiones de las ramificaciones, manto y rizomorfos. Representan una guía para separar, incluso a nivel de género a las ectomicorrizas presentes en un fitobionte; cabe destacar que existen publicadas aproximadamente 1,244 descripciones (Hawley, 2006). A continuación se enlistan los caracteres considerados por Agerer (1991).

Tipos de ramificaciones

- Monopodial - piramidal. Un eje principal a partir del cual se originan ramas laterales en varios planos.
- Dicotómicas. El meristemo de la raíz se divide en dos ramas laterales que presentan igual longitud; estas ramificaciones se repiten en dicotomías de segundo y tercer orden (típico en *Pinus*).

- Tuberculadas. Las micorrizas están muy ramificadas y unidas por una capa densa de hifas.
- Irregular - pinnadas. Ramificaciones dicotómicas con crecimiento desigual de sus ápices, por lo que es difícil distinguir las ramificaciones.
- Coraloides. Ramificaciones dicotómicas o pinnadas muy densas y con ejes cortos.

Dimensiones de las ectomicorrizas (Agerer, 1991). El largo del sistema micorrícico, se considera desde la última ramificación hasta la parte más vieja, donde el manto ya no se reconoce.

- Largo de las puntas no ramificadas. Distancia desde la punta hasta el siguiente punto de ramificación.
- Diámetro de las puntas no ramificadas y el diámetro del eje. Las terminaciones no ramificadas pueden presentar las siguientes formas: rectas, torcidas, tortuosa, moniliforme.

Superficie del manto. Las características morfológicas más importantes se observan en cortes transversales y longitudinales; Agerer (1991) clasifica el manto en dos tipos, a saber: plectenquimatosos y pseudoparenquimatosos. El manto, puede estar cubierto por hifas emergentes, cistidios, gránulos, papilas, o simplemente formado por hifas entretejidas en la parte más externa. Si el manto es muy delgado, es posible observar las células corticales de la raíz. La superficie del manto tiene algunas de las siguientes texturas:

- Lisa. Superficie bien definida con pocas o ninguna hifa emergente.
- Reticulada. Ectomicorriza lisa con presencia de tubos laticíferos.
- Granulosa o verrucosa. Superficie cubierta por pequeños tubérculos, verrugas, papilas o gránulos.
- Algodonosa. Las ectomicorrizas están rodeadas por hifas emergentes delgadas.
- Lanosa. Las ectomicorrizas están rodeadas por hifas emergentes gruesas y rizadas, formando una especie de trenza de lana.
- Fibrosa. Las hifas están dispuestas en pequeños fascículos.
- Espinosa. Las ectomicorrizas están cubiertas por cistidios o hifas emergentes rígidas y conspicuas; si tienen un tamaño inferior a un cuarto del diámetro de la micorriza se denomina espínula; si son más grandes se conocen como espinas.

Rizomorfos y cordones miceliarios. Los rizomorfos están constituidos por hifas organizadas de tal manera que forman un haz central con hifas de gran diámetro, rodeado por hifas más delgadas, pero de paredes gruesas y/o pigmentadas. Con el término frecuencia se hace referencia a qué tantos rizomorfos emanan de la micorriza y ocurrencia indica la posición en la cual los rizomorfos se unen a la micorriza, en la punta o en la base. Los rizomorfos se subdividen en varios tipos con

base en su grado de diferenciación, en la forma de conexión con el manto, forma de ramificación y apariencia de sus márgenes (Agerer, 1991).

Agerer (2001) generó un sistema de clasificación de los sistemas miceliales con base en sus patrones de exploración del sustrato, por ejemplo rizomorfos lisos e indiferenciados (*Lactarius*). Dichos patrones los han utilizado diversos autores para explicar, desde el punto de vista morfológico, el transporte a través de las redes hifales del agua y diversos nutrimentos (Egerton-Warburton *et al.*, 2007).

Métodos moleculares

Las investigaciones mediante la aplicación de técnicas moleculares se han desarrollado a partir de fines del siglo XX, con una amplia difusión y aceptación en la primera década de la centuria actual. Los resultados más relevantes de estos estudios se refieren a la distribución de las ECM, sus relaciones con los fitobiontes y aspectos taxonómicos. A continuación se enlistan las principales conclusiones derivadas de los trabajos moleculares con HECM (Horton y Burton, 2001):

- Las comunidades ECM son muy diversas y a nivel edáfico se distribuyen en conglomerados.
- La correspondencia entre las especies dominantes en el estadio de esporoma y las dominantes en el estadio de micelio (somático) a nivel de las raíces, es muy pobre.
- Los taxa más abundantes en los diferentes ecosistemas estudiados corresponden a las familias Russulaceae, Telephoraceae; así como a otros hongos resupinados.
- La presencia de asociaciones entre distintas plantas, inclusive de diferentes estratos, por medio de sus raíces y con la participación de una o más especies fúngicas ectomicorrizógenas.
- Las plantas micoheterotróficas presentan asociaciones fúngicas muy específicas.

Reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Técnica de amplio uso en la identificación de los HECM, incluye los siguientes protocolos:

- Genes ribosomales y sus espacios intergénicos. La mayoría de los estudios de ecología molecular en HECM utiliza el análisis del espacio interno transcrito (ITS), región ribosomal que se ubica entre la subunidad pequeña y la subunidad mayor del ADN ribosomal y contiene dos regiones espaciadoras no codificantes separadas por el gen 5.8s del ADN. Generalmente, es amplificada por una sonda universal (ITS1 e ITS4), un par fúngico específico o uno específico del grupo de los basidiomicetos ITS1f e ITS4 ó ITS1f e ITS4b, respectivamente (Gardes y Bruns 1993; Martin, 2007).
- Análisis del polimorfismo del largo de los fragmento de restricción (RFLP). Método de amplio uso en la separación de muchas especies en forma rápida y no costosa dado sus requerimientos mínimos de equipo; sin embargo, la información de los patrones de RFLP es limitada y las bases de datos no estandarizadas en lo referente a los iniciadores y enzimas usadas; así como

en la manera de guardar la información y su recuperación (Horton y Bruns, 2001). Su aplicación es más eficiente cuando se tiene información previa para comparar los patrones. Los genes ribosomales se utilizan para identificar HECM, fundamentalmente a nivel de género; en la determinación de la distribución espacial de los HECM a través del perfil edáfico. A partir del espacio genético IGS1 y con la aplicación de técnicas para recolectar esporas se ha definido el flujo genético en *Schizopyllum commune* (Fr.) Fr. La sensibilidad del gen 18S detecta los hongos presentes en las raíces; mientras que, el gen 28S sumado con iniciadores específicos en una doble PCR distingue micelios de diferentes hongos en cultivos, suelo, micorrizósfera y en micorrizas. (Rodríguez *et al.*, 2004).

- Genes mitocondriales. La región ML5-ML6 se usa para identificar basidiomicetos a nivel de familia; aunque en el caso de los hongos los genes mitocondriales presentan intrones, por lo que es difícil amplificarlos (Rodríguez *et al.*, 2004).
- Satélites. En HECM se refieren a los microsátélites con tasas de mutación grandes, por lo que se usan para determinar huella genética, son muy informativas intra e interespecíficamente. Su empleo en el estudio de los HECM comprende la identificación, distribución y diversidad de los genets y de la estructura de la población a diferentes escalas espaciales (Rodríguez *et al.*, 2004).

La técnica de PCR-RFLP se utiliza sólo en muestras relativamente puras de ADN de genotipos simples. En la actualidad están disponibles diversos programas de cómputo para procesar los patrones obtenidos en los análisis de RFLP, como la hoja de cálculo GERM. Así mismo, nuevos protocolos se hallan en proceso de incorporación al estudio de los HECM, entre ellos: LH-PCR, aplicado como el análisis fúngico automatizado del espacio intergénico ribosomal; T-RFLP, DGGE y la secuenciación de alto rendimiento (Martin, 2007).

La Biología Molecular ha diversificado el estudio ecológico de los HECM hacia las interacciones que tienen lugar a nivel edáfico, donde se desarrolla el talo de estos organismos, estructura que además constituye la parte funcional de mayor impacto en el funcionamiento del ecosistema. A continuación se mencionan algunas de las investigaciones que existen documentadas en temas como la diversidad y estructura de la comunidad ECM, colonización de raíces, absorción y translocación de nutrimentos, y transformación genética.

Distribución. Los estudios cuya unidad de muestreo son núcleos de suelo y la unidad de estudio las raíces con ECM han revelado patrones de distribución que definen una relación inversa entre la abundancia y la numerosa presencia de especies raras (Visser, 1995); aunque el número de muestras utilizadas ha sido reducido (menos de 30) en una superficie menor a una hectárea ($92 \text{ cm}^2 - 2418 \text{ cm}^2$),

por lo que inferir cambios en la riqueza de especies en comunidades muy diversas resulta ambiguo (Horton y Bruns, 2001).

Las muestras individuales de suelo presentan un elevado número de taxa fúngicos, pero con la dominancia de una o dos especies y diferencias en la composición entre raíces vecinas (Taylor y Bruns, 1999). Así mismo, se ha evidenciado la preponderancia de la distribución en conglomerados, para la mayoría de las especies.

En el contexto de la riqueza de especies, Peay *et al.* (2007) observaron que ésta es significativamente reducida en pequeñas y aisladas “islas arbóreas” y que los patrones de distribución de los esporomas sugieren que la compensación entre competencia y dispersión pudiese ser importante en la estructura de los arreglos ectomicorrícicos.

La colonización de raíces por HECM y los fenómenos de competencia; así como, los mecanismos que la determinan son aspectos que con la aplicación de las técnicas moleculares han sido abordados con éxito. Por ejemplo, en condiciones controladas se determinó que la precolonización de las raíces en plántulas de *Pinus muricata* D. Don. con una primera especie fúngica incide en la posterior colonización por una segunda especie; de tal manera que la proporción del sistema radicular ocupado por un taxón ECM es clave para la competencia entre HECM (Kennedy *et al.*, 2009).

Estructura de la comunidad. El conocimiento de los patrones espaciales y temporales de la comunidad fúngica ECM es fundamental para entender el impacto de ésta en la comunidad vegetal. Un aspecto poco estudiado es el que se refiere a los cambios de los HECM a través del tiempo. Izzo *et al.* (2005a) obtuvieron la biomasa de las raíces y la similitud de la composición de la comunidad ECM a partir del análisis molecular de un muestreo de suelo durante tres años, en el cual la escala de estudio fue de 20 cm. Sus resultados evidenciaron que los taxa ectomicorrizógenos dominantes fueron diferentes en cada uno de los años de evaluación, el cambio de especies fue más frecuente en las escalas menores a 20 cm. Los autores concluyen que existe un recambio de especies en las raíces vivas, aún en ausencia de grandes disturbios; sin embargo, es posible que dichos taxa permanezcan activos mediante el flujo de carbono que existe a través del micelio externo el cual mantiene contacto con otros fitobiontes.

Los eventos de disturbio como los incendios forestales inciden de manera importante en la estructura y la riqueza de especies de la comunidad ECM. Entre sus efectos se pueden mencionar la alteración de la composición química del suelo y la remoción selectiva de la biomasa, tanto edáfica como vegetal. Con base en la secuenciación del ADN de las raíces finas tomadas de plántulas procedentes de un rodal incendiado, Peay *et al.* (2009) determinaron que el siniestro alteró la composición de las especies y mantuvo la riqueza de los arreglos ectomicorrícicos mediante la

creación de un mosaico ambiental que ocasionó la mortandad de los competidores dominantes. La diversidad de los arreglos ECM se mantuvo a nivel del paisaje.

Taxonomía. La secuenciación de los fragmentos de ADN a partir de los productos de PCR permite la ubicación taxonómica de los taxa ectomicorrizógenos mediante la comparación de las secuencias obtenidas con las preexistentes en las bases de datos internacionales. En particular las correspondientes al ITS están en rápida expansión por lo que cada vez son una herramienta más eficiente para la identificación taxonómica (Horton y Bruns, 2001). Cuando se hace el análisis molecular de una comunidad ECM es fundamental que la secuenciación sea lo más amplia posible; de tal manera que permita ubicar taxonómicamente a los grupos de mayor importancia ecológica (Martin, 2007).

Los análisis ITS-RFLPS son una potente herramienta en los estudios taxonómicos; ya que utilizan cantidades mínimas de ADN y su alta reproductibilidad lo hacen un método ideal para el estudio de la heterogeneidad de la población en campo; así como, la identificación y monitoreo de cepas específicas introducidas en el suelo en programas de micorrización controlados (Gomes *et al.*, 2002).

Cabe señalar que los resultados que se obtienen de la caracterización de las comunidades ECM mediante la aplicación de los diferentes métodos basados en la PCR muestran algunas ambigüedades, fruto del grado de precisión inherente a cada uno de ellos para separar los diferentes grupos taxonómicos que conforman las muestras analizadas; en consecuencia los índices de riqueza y diversidad, *per se*, son poco efectivos para comparar las comunidades ECM, por lo que deben emplearse los análisis multivariados (Martin, 2007)

Consideraciones finales

El estudio ecológico de los hongos ectomicorrizógenos comprende dos grandes universos muy relacionados entre sí, la rizosfera y los estratos arbustivo y arbóreo. El primero incluye a la parte somática de los hongos (micelio), las ectomicorrizas, el sustrato y la fauna edáfica. El segundo comprende a las estructuras reproductivas sexuales (esporomas), la vegetación y la fauna asociada. Razón por la cual, las aproximaciones ecológicas deben integrar en su análisis ambos elementos, es decir los esporomas y el micelio con todos sus componenetes: la ectomicorriza y el micelio externo.

Si bien es cierto que las investigaciones cuya unidad de estudio son los esporomas, generan información que sólo representa una visión parcial de la distribución y estructura de las comunidades ectomicorrícicas y las inferencias acerca de la fisiología de los organismos involucrados es casi nula; su utilidad práctica sigue siendo válida, sobre todo en el caso de las especies sujetas a recolección, como son los hongos silvestres comestibles o medicinales. Puesto que, las unidades de

consumo y comercialización son, precisamente los esporomas; los datos de productividad en fresco de esas especies son indispensables para el manejo sostenible de sus poblaciones.

Dado que la emergencia de los esporomas responde entre otros factores a las características de la vegetación con la cual se asocia (composición, edad, estructura, características dasonómicas), a las climatológicas, edáficas y fisiográficas; además de, la biología propia de cada taxón, es recomendable continuar el trabajo enfocado a la generación de modelos alométricos en diferentes hábitats que faciliten la estimación de la productividad a partir de la medición de variables sencillas y prácticas; ya que con ello se obtendrán valores sustentados estadísticamente que al ser incorporados al aprovechamiento del recurso se garantice un manejo con fundamentos técnicos. Además de constituir una herramienta para el seguimiento de la recolecta comercial a nivel de los predios forestales.

Por otra parte los modelos alométricos, son útiles en los muestreos no destructivos de las poblaciones de hongos ectomicorrízogenos y en el mediano plazo contribuyen a la realización de predicciones sobre el posible impacto de las actividades silvícolas en la producción de esporomas de uso comestible; así como de la propia recolecta.

En México el desarrollo de los estudios ecológicos de las comunidades ectomicorrícicas se ha enfocado al grupo de los hongos comestibles, hecho que indudablemente responde a la enorme tradición micófaga de la población rural (indígena y mestiza) y a que este recurso forestal forma parte de su acervo cultural. Por lo tanto, la unidad de estudio han sido los esporomas y los parámetros evaluados la productividad en fresco, la abundancia, riqueza de especies y sus relaciones con la vegetación (especies y características dasométricas), algunas variables edáficas (pH, contenido de humedad, materia orgánica, temperatura, tipos de suelos), variables climatológicas (temperatura, precipitación) y fisiográficas (pendiente y exposición).

No obstante que hay un número considerable de este tipo de estudios, ellos se concentran en los bosques templado-fríos del centro del país, algunos en el norte (Chihuahua) (Quiñones *et al.*, 2008) y en el sur (Oaxaca) (Garibay-Orijel *et al.*, 2009). Además, los tamaños de la unidades muestrales, la duración del monitoreo y la intensidad del muestreo son heterogéneos, por lo que sus resultados no son comparables.

Respecto a la aplicación de técnicas moleculares en las investigaciones ecológicas de los HECM, en México, es bastante incipiente. Se resume al estudio de la colonización de plántulas de *Pinus* spp. en condiciones de campo y de invernadero en Ixtlán de Juárez, Oaxaca (Valdés *et al.*, 2009).

Ante el panorama expuesto y dada la importancia ecológica, económica y cultural de los hongos ectomicorrízogenos es recomendable la integración de los diferentes

grupos de trabajo que actualmente incluyen en sus líneas de investigación a estos organismos. A fin de precisar los avances que a la fecha se tienen en el conocimiento taxonómico y ecológico de los HECM. Además de contribuir a la definición de los objetivos y metas a nivel nacional, regional y local; así como de las líneas de acción, jerarquizadas bajo diferentes criterios; tales como: taxa fúngicos sujetos a fuertes presiones de aprovechamiento; especies fúngicas raras o de distribución restringida; hábitats disturbados, impacto del cambio climático en la distribución y estructura de las comunidades ectomicorrícicas, entre otros.

Los aspectos de disponibilidad de infraestructura, especialidad de los investigadores, el acceso a fuentes de financiamiento, constituyen elementos a considerar al momento de la definición de las acciones a emprender.

Independientemente, del cómo y con qué, es claro que se requiere de un esquema de trabajo que integre de manera holística el estudio ecológico de las comunidades ectomicorrícicas, en el cual se aborden de manera interdisciplinaria temas fisiológicos, biológicos, taxonómicos, ecológicos, geográficos y sociales que generen los conocimientos básicos que fundamenten el manejo sostenible tanto de sus poblaciones, como del ecosistema en general. Sin perder de vista que siempre las unidades de estudio deberán ser los esporomas y el micelio, ambos considerados en todos los trabajos; ya que sólo de esta manera se tendrá el panorama completo del comportamiento de los HECM y su impacto en el ecosistema forestal.

LOS TRATAMIENTOS SILVÍCOLAS Y SU IMPACTO EN LAS POBLACIONES DE LOS HONGOS ECTOMICORRIZÓGENOS

Los hongos ectomicorrizógenos (HECM) son de los componentes de la biota edáfica más relevantes, dado su papel preponderante en la asimilación del nitrógeno, el fósforo, entre otros minerales, y en el transporte del agua (Smith y Read, 1997). Por lo anterior, la asociación ectomicorrícica es fundamental para el buen desarrollo de las plantas que las forman, tal es el caso de los miembros de la familia Pinaceae que comprende a numerosas especies maderables de importancia económica. En este sentido, los cambios en la composición y estructura de la masa arbórea inciden en la estructura y diversidad de las comunidades ectomicorrícicas (ECM); hecho que han consignado diversos autores al estudiar, por ejemplo, el impacto de los incendios en la reducción de la biomasa ECM en los horizontes orgánicos del suelo y en la riqueza de especies (Visser, 1995; Stendell *et al.*, 1999). En general, los disturbios que se presentan a nivel del dosel, arbóreo y arbustivo, se reflejan en la modificación de la riqueza de las ECM y el inóculo existente en los bosques (Wright *et al.*, 1997; Kranabetter, 2000).

Desde la perspectiva del ecosistema, el aprovechamiento maderable representa un disturbio que altera la composición biótica del mismo, pues en sentido estricto constituye la pérdida de la cobertura arbórea cuya consecuencia inmediata es el aumento de la irradiación, la temperatura edáfica y en los estratos de la vegetación remanente (herbácea y arbustiva); además se modifica la estructura del suelo y su microflora (Jones *et al.*, 2003). En el estrato superior, cuando la extracción del arbolado no es total la estructura de edades cambia, hecho que repercute en la composición de la fructificación de los HECM (Bonet *et al.*, 2004). Al respecto, diversos estudios han evidenciado la relación estrecha entre la diversidad fúngica y la edad de sus fitobiontes (Deacon *et al.*, 1983; Kranabetter *et al.*, 2005; Martínez, 2008).

La recolecta de una gran diversidad de HECM con fines de autoconsumo y comerciales en los bosques templados y templado fríos de México se lleva a cabo en predios sujetos al aprovechamiento maderable, excepto en las áreas naturales protegidas y los parques nacionales, sitios en los que dicha actividad está proscrita, lo mismo que la recolección comercial de hongos. Por lo tanto, es muy probable que las prácticas silvícolas impacten la producción de esporomas (Wright *et al.*, 1997; Pilz *et al.*, 2003; Bonet *et al.*, 2004).

Dada la importancia económica que tiene los recursos fúngicos comestibles para la población rural que habita en las zonas templadas del país, los técnicos responsables del aprovechamiento maderable han empezado a mostrar interés en ellos como parte de los programas de manejo forestal sustentable, en especial de aquellas especies con alto valor comercial y con algún estatus de conservación, cuya recolecta sólo se autoriza mediante la presentación de un programa de manejo

(SEMARNAT, 2006). Además, de los aspectos ecológicos y fisiológicos expuestos en los capítulos previos de este documento es primordial desarrollar investigaciones enfocadas a la evaluación de las secuelas que tienen los diferentes métodos de manejo forestal y sus prácticas silvícolas tanto en la producción de esporomas, como en la estructura y diversidad de las comunidades ECM, a fin de tener los conocimientos básicos para integrarlos en el manejo sustentable de los recursos forestales.

La silvicultura se define como la teoría y la práctica para el control del establecimiento, la composición y el crecimiento de un bosque (Hawley y Smith, 1982). Es decir, se ocupa de la creación, desarrollo, reproducción, cuidado y recolección de la vegetación forestal, todo ello con el propósito de facilitar las opciones biológicas y técnicas destinadas a cumplir con los objetivos propios del manejo forestal. Parte fundamental de esta disciplina son las prácticas silvícolas o actividades destinadas a la gestión de los bosques y encaminadas a la producción continua de madera y otros bienes; así como a la reforestación de las zonas taladas (Granados-Sánchez *et al.*, 2007).

Los tratamientos de regeneración son de las prácticas silvícolas más importantes; ya que con ellos se obtiene el volumen de madera por cosechar y se propician las condiciones ambientales en el rodal para el establecimiento de la regeneración. A continuación se proporciona una breve descripción de los principales métodos de corta de este tipo y se discute su relación con las poblaciones de HECM.

- **Matarrasa o tala rasa.** Es el más drástico de todos, pues implica la eliminación total de los árboles, comerciales o no, dentro de un área determinada. Los dos propósitos de este método son: primero, talar los árboles y segundo, establecer un nuevo sitio que sea coetáneo y de composición uniforme, a partir de especies de crecimiento rápido, que no se reproduzcan satisfactoriamente bajo la competencia con otros taxa. La repoblación se garantiza mediante la introducción artificial de semillas o plántulas y de forma natural por semillas (Hawley y Smith, 1982).

Desde el punto de vista de las comunidades ectomicorrícicas (ECM) la matarrasa es equivalente a un disturbio que conlleva a la pérdida de la riqueza de especies y cuya recuperación dependerá de manera importante de la composición del banco de esporas presente en el suelo; así como de las raíces micorrizadas y el micelio externo remanentes en el sustrato. Un factor crucial es la competitividad del inóculo fúngico para colonizar las especies arbóreas introducidas o regeneradas de forma natural, después de la corta. En los bosques de coníferas, en particular los de *Pinus*, las especies del género *Rhizopogon* son componentes sobresalientes del banco de esporas edáfico (Kjoller y Bruns, 2003) y tienen la capacidad de colonizar las plántulas

a partir de sus esporas, después de disturbios severos (Taylor y Bruns, 1999), como puede ser la remoción total del arbolado.

Cabe señalar que la emergencia de esporomas se interrumpe casi en su totalidad (Outerbridge *et al.*, 2009) y en consecuencia la producción de esporas también, por lo que se suscita una pérdida de la diversidad genética. Luoma *et al.* (2004) registran durante los primeros tres años después de la corta, una reducción significativa en la producción de esporomas ECM, cuando se remueve 85 % de la masa arbórea. En relación a la riqueza de especies, sólo para basidiomicetos, Norwell y Exeter (2004) determinaron una tasa de 0.33, en comparación con los valores de 1.1 en sus parcelas control (450 árboles ha⁻¹) a los tres años de que se realizó la extracción del arbolado, pero durante los dos primeros dicha tasa fue de cero. Durall *et al.* (2006) llegan a conclusiones similares al revisar el impacto del método de matarrasa en bosques de *Betula papyrifera* Marsh y *Pseudotsuga mensienzii* var. *glauca* (Beissn.) Franco; además observan que la modificación en la composición de especies arbóreas del bosque conlleva a un cambio equivalente en la comunidad de los HECM.

La disminución en la producción de esporomas responde en gran medida a los cambios ambientales que se producen con la corta: aumento de la luminosidad que a su vez favorece el incremento de la temperatura y la pérdida de la humedad del suelo (Outerbridge *et al.*, 2009).

La composición de la comunidad de HECM posterior a la remoción total de la masa arbórea se caracteriza por la presencia de especies de estrategia “r” que combinan una demanda de carbohidratos relativamente baja, con un crecimiento micelial rápido y esporomas de tamaño pequeño, éstas se conocen como especies pioneras (Martínez, 2008).

A nivel de las raíces se suceden eventos similares. Luoma *et al.* (2006) con base en el análisis de núcleos de suelos procedentes de rodales sujetos a diferentes niveles de corta, citan una disminución del orden del 32% en los tipos de ECM, cuando solamente se dejó 15% del arbolado y este se distribuyó de manera dispersa.

- **Método de selección.** Es una técnica menos intensiva en la cual los árboles seleccionados se identifican, marcan y cortan. Representa una disminución de la densidad del rodal manteniendo una estructura de “j” invertida, en la que el número de árboles disminuye conforme aumenta el diámetro. La regeneración se establece en los claros que dejan los individuos derribados y crecen bajo la protección de las clases de edad mayores. Esto minimiza los cambios en la estructura total del bosque. Su aplicación tiene lugar en rodales con especies tolerantes a la sombra y se practica a partir de la selección a

nivel de árbol o bien grupos muy pequeños de ellos; por lo que las especies involucradas deben ser tolerantes a la sombra. El método requiere de cortas parciales frecuentes, no hay edad de rotación para la cosecha de la producción de individuos maduros, pero los ejemplares que se talan en cada ciclo de corta (intervalo entre cortas en un rodal) deben tener la edad de madurez o ser aquéllos que exceden el número deseado para cada tamaño (Daniel *et al.*, 1983).

El efecto de este método de regeneración en la comunidad ECM es menos drástico en comparación con el antes descrito. Dado que el dosel arbóreo no se elimina totalmente, la emergencia de carpóforos persiste; aunque si se esperaría que se modifique. Por otro lado, la presencia de arbolado en buenas condiciones estructurales garantiza la existencia de propágulos para la colonización micorrícica del renuevo. Un factor a valorar es la apertura del dosel que favorece la insolación y con ello la disminución de la humedad relativa del ambiente.

Con base en el resultado final de la intervención sobre la masa arbolada, la cual se caracteriza porque concurren diversas clases de edad, se asume que la diversidad biológica de los HECM se mantiene; sobre todo cuando la selección se realiza a nivel individual o de pequeños grupos de árboles. Al respecto, Smith *et al.* (2002), observaron un número similar de especies fúngicas en las diferentes clases de edad en bosques con asociaciones vegetales similares. Por otra parte, Kranabetter *et al.* (2005) estudiaron la riqueza de especies de HECM en bosques *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. y *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. que presentaban cuatro clases de edad (latizal, joven, maduros y sobre maduros) y determinaron que el número de taxa fúngicos es dos veces más grande en los rodales sobre maduros, en comparación con los latizales y las mayores diferencias se presentaron entre las edades de 20 y 120 años

Las plántulas producto de la regeneración en las áreas abiertas reciben el beneficio del inóculo ECM que representan las ectomicorrizas de los árboles residuales. Sobre el particular, Cline *et al.* (2007), al analizar morfológicamente y por secuenciación del ADN (ITS ribosomal) las raíces de plántulas de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco plantadas en las inmediaciones (2-6 m) y en zonas más alejadas (16-30 m) de árboles residuales (44-72 años de edad) obtuvieron, para el caso de los individuos ubicados cerca de los árboles adultos, valores significativamente mayores de ECM y en la tasa de biomasa radicular. Una situación similar consignaron para la riqueza, con registros de 42 taxa por plántula comparada con los 33 identificados en los individuos más separados. Los autores concluyen que la proximidad con los árboles residuales aumenta la abundancia y la diversidad de las ECM en las plántulas.

Estos resultados indican que en el método de selección, desde la perspectiva del mantenimiento de las comunidades ECM la elección, al momento de la corta, de grupos pequeños de árboles o bien solamente individuos ofrece una buena alternativa; ya que en la medida que el tamaño de las superficies abiertas se incrementa, la comunidad ECM del lugar tienen más posibilidades de modificarse, en términos de su abundancia y diversidad. En general, el método de selección tiende a ser menos drástico para el mantenimiento de la biodiversidad ectomicorrícica del rodal, como se evidencia en los trabajos que revisan el efecto de la permanencia de diversos porcentajes de árboles residuales en las áreas de corta sobre la densidad de puntas de raíces micorrizadas, la riqueza de especies ECM y su composición (Lance *et al.*, 2005).

- **Árboles padres o semilleros.** Implica la remoción de casi todos los árboles dentro un área de corta, sólo se deja un número reducido de individuos maduros que presenten un fenotipo superior y una buena producción de semilla (de 15 a 20 árboles por hectárea), se busca que la distribución de estos sea uniforme en el rodal. Después de que se establecen los nuevos árboles en el área de corta, se realiza una corta de liberación en la que se talan los árboles semilleros, con el propósito de darle las mejores condiciones de luz a los brinzales para su desarrollo. El bosque resultante es coetáneo (Daniel *et al.*, 1983).

Los árboles padres funcionan como “islas arbóreas” que pese a tener una riqueza de especies baja (Peay *et al.*, 2007), representan un reservorio importante de inóculo para el renuevo. En este sentido, Kranabetter (1999) menciona que los árboles vivos que no son retirados después de un disturbio, como puede ser una corta, soportan poblaciones refugio de HECM a partir de las cuales se reestablecen las comunidades ECM durante la sucesión forestal. El autor registró promedios similares para la riqueza y equitatividad de las morfoespecies ECM en las plántulas de *Betula papyrifera* Marsh. ubicadas en las áreas cercanas a los “árboles refugio”, en comparación con las localizadas en las proximidades del arbolado maduro, dentro de los bosques.

A diferencia de lo que sucede cuando se utiliza el método de matarrasa, la producción de esporomas no se interrumpe del todo. Kranabetter (2000) registra la fructificación de muchas especies en los alrededores de los “árboles refugio” (árboles padre); por lo que funcionan como una fuente de inóculo esporal cuya contribución al ecosistema, probablemente, sea mayor en la parte central de las áreas de corta o bien aumentando la extensión de los rodales serales en el paisaje.

Por otra parte la apertura del dosel fomenta el desarrollo de la vegetación propia del sotobosque, en especial familias de hábito arbustivo cuyas raíces

establecen interconexiones con los sistemas radiculares de los fitobiontes de los HECM; además se considera que algunas de esas plantas representan una fuente de inóculo ectomicorrícico, es decir son “plantas refugio” En las familias Ericaceae y Cistaceae se ha observado ese comportamiento (Kennedy *et al.*, 2003; Martínez, 2008). Por ejemplo, *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. mantiene una comunidad ECM similar a la presente en bosques sin disturbio, a los tres años de que se efectuó la extracción maderable (Wiensczyk *et al.*, 2002).

- **Árboles protectores.** Técnica intermedia entre la tala selectiva y la de los árboles padre. Consiste en la preservación de 60 ó 120 árboles por hectárea para que resiembren la zona y den sombra protectora a las nuevas plántulas. El efecto sobre la comunidad ectomicorrícica es similar al descrito para el caso de los árboles padre, pero se esperaría que fuese de menor impacto, dado que se preserva un número mayor de individuos arbóreos por hectárea. En este caso sería relevante la distribución de dichos ejemplares en el sitio de corta, pues el hecho de que constituyan conglomerados o se dejen dispersos incide de manera diferente en la riqueza de las especies de HECM y en la producción de esporomas (Luoma *et al.*, 2004). Los árboles maduros son capaces de retener a sus micobiontes hasta que las condiciones ambientales sean favorables para su desarrollo, momento en el que colonizan las raíces del renuevo (reforestación o regeneración). Su importancia crece en la medida que el área de corta y la distancia con respecto a los rodales sin intervenir aumentan (Wiensczyk *et al.*, 2002; Cline *et al.*, 2005).

En términos del largo plazo y a nivel del paisaje, es probable que el método de árboles protectores, tenga un impacto permanente en la diversidad de las comunidades ECM; mientras que a menor escala, favorezcan el establecimiento y supervivencia del renuevo, hasta la recuperación del rodal (Cline *et al.*, 2005) como resultado de la alta diversidad ectomicorrícica, misma que posiblemente influye en la respuesta de las plantas a las variaciones ambientales y disturbios (Jones *et al.*, 2003).

Los tratamientos intermedios que se aplican a los rodales bajo aprovechamiento son tan importantes como los de regeneración. Su propósito es asegurar la composición, la calidad de los fustes, el espaciamiento y las características de crecimiento deseable para el desarrollo del arbolado. Las prácticas intermedias consideran las cortas de liberación, que incluyen: el deshierbado, la limpieza, la liberación, las cortas de mejoramiento y los raleos. Otros tratamientos son el rescate de la madera de árboles muertos y el saneamiento, ambas operaciones de tipo urgente; las quemas prescritas y las podas, éstas últimas para aumentar la calidad de las trozas (Daniel *et al.*, 1983).

Las actividades de limpieza y deshierbe se realizan al principio del desarrollo del rodal, la primera tiene por objetivo liberar a la especie de interés de la dominancia de

otras y se practica en el estadio de plántula con la aplicación de herbicidas. La segunda es similar, sólo que se enfoca a la eliminación de los elementos que conforman el sotobosque (enredaderas, arbustos y herbáceas). La corta de liberación difiere de las acciones anteriores en que se excluyen árboles de una clase de edad superior de la misma especie que está en proceso de crecimiento. Si los individuos tienen valor comercial, se realiza la corta, de lo contrario se usan herbicidas o el anillado de la corteza (Daniel *et al.*, 1983).

Las prácticas silvícolas descritas provocan cambios en la comunidad ECM, sobre todo la aplicación de herbicidas (Wiensczyk *et al.*, 2002); así mismo, varias especies inician su fructificación entre los 5 y 15 años de intervenida la masa arbórea, con el peligro de que los químicos aplicados se depositen en los esporomas de consumo humano o por la fauna presente en el bosque (Pilz y Molina, 2001). Cuando el método es de tipo mecánico el problema es la compactación del suelo, que incide en la muerte del inóculo ECM. La supresión de los taxa arbustivos implica la pérdida de algunas “plantas refugio”, cuya función ya se discutió (Wiensczyk *et al.*, 2002; Kennedy *et al.*, 2003; Martínez, 2008). Sin embargo, también es claro que la proliferación de especies no micorrícicas en los estratos herbáceos y arbustivos pudiese debilitar los vínculos entre los rodales nuevos y los maduros, con la consecuente reducción de la productividad del ecosistema (Wiensczyk *et al.*, 2002). Por lo tanto, la ejecución de estas acciones debe tomar en cuenta el tipo de aprovechamiento que se busca privilegiar, el maderable, la recolección de hongos comestibles o bien la restauración y conservación de la masa arbórea.

Respecto a la corta de liberación, dado que se aplica sobre los individuos de edad mayor a la de la especie en desarrollo, se espera que su impacto en la comunidad ECM sea menor, pues las raíces de las plántulas ya debiesen estar colonizadas, de no ser así las ectomicorrizas de los árboles talados permanecerán viables durante un periodo de tiempo el cual varía de dos hasta 15 años, dependiendo de las condiciones del hábitat (cuando el estudio es en campo), del tipo de experimento, procedencia del sustrato y especie vegetal, entre otros factores (Jones *et al.*, 2003). Es decir, las expectativas son que el inóculo ECM potencial permanezca casi sin alteraciones.

En relación al anillado de la corteza, acción que no daña directamente el sistema radicular; Pena *et al.* (2010) observaron que la colonización de nuevas raíces no se afectó, pero la riqueza ECM decreció, en particular se eliminaron las especies crípticas. Los autores hicieron sus evaluaciones al año de aplicar dicho tratamiento a individuos de *Fagus sylvatica* L.

La corta de mejoramiento se ejecuta indistintamente en rodales de edad uniforme o heterogénea, los individuos sujetos a esta práctica corresponden a los árboles de talla comercial. El objetivo es mejorar la composición, la forma o el crecimiento del rodal residual (Daniel *et al.*, 1983). Pilz y Molina (2001) discuten la posibilidad de

que los aclareos de baja intensidad pudiesen mantener la productividad fúngica a diferencia de los aclareos en los que se corte un número grande de árboles; ya que en los primeros, los fitobiontes conservan casi la totalidad de la capacidad fotosintética del sitio. Un estudio reciente revela que existe una relación temporal entre los aclareos y su efecto tanto en el crecimiento de los árboles (*Fagus sylvatica*), como en los HECM. Egli *et al.* (2010) determinaron una correlación significativamente positiva entre el número de esporomas y el ancho de los anillos de crecimiento de *F. sylvatica*; de tal manera que la cantidad de fructificaciones fúngicas aumentó después de los aclareos y estuvo influenciada por el crecimiento anual del árbol, previo al tratamiento silvícola.

Las quemas prescritas son una herramienta útil para controlar la proliferación del sotobosque; así como la de diversos organismos patógenos y requieren de una cantidad precisa de material combustible para garantizar que el fuego sólo se propague a nivel del piso forestal, sin alcanzar al arbolado en desarrollo (Daniel *et al.*, 1983). Este tipo de incendio incide de forma negativa en los horizontes orgánicos del suelo, sitios en los que normalmente se localizan las ectomicorrizas. Razón por la cual su principal efecto es la disminución considerable de su biomasa. Así mismo, la ceniza modifica el pH del suelo y con ello se presentan cambios en los nutrientes, que a su vez, impactan de manera indirecta a los HECM (Stendell *et al.*, 1999). La evaluación de la biomasa de las especies ectomicorrícicas presentes en las capas orgánicas del suelo en un rodal de *Pinus ponderosa* P. & C. Lawson, previa y posteriormente a una quema prescrita, reveló su disminución desde un valor del 73% (antes del evento) hasta una cantidad indetectable al término del incendio; además se determinó que los taxa dominantes fueron los más afectados y en consecuencia la equitatividad de las especies aumentó, al menos de manera temporal (Stendell *et al.*, 1999).

La realización de las quemas prescritas debe ser cuidadosa a fin de evitar incendios descontrolados que originen la modificación severa de la comunidad ECM, como resultado de que se consuman los horizontes orgánicos del suelo (Visser, 1995; Dahlberg, 2001).

El manejo forestal tiene como premisa asegurar la capacidad de los bosques de proporcionar los bienes y servicios que la sociedad demanda de manera permanente y óptima. Su orientación es hacia la generación de sistemas de producción sostenible de bienes tangibles o con valor de mercado, principalmente madera (Ortega, 1997).

Actualmente en México prevalecen tres sistemas de manejo forestal en los bosques templados: a) Sistema de conservación y desarrollo silvícola (SICODESI); b) Método mexicano de ordenación de bosques irregulares (MMOBI) y; c) Método de desarrollo silvícola.

- **Sistema de conservación y desarrollo silvícola (SICODESI).** Diseñado para aplicarse en bosques de coníferas. Su objetivo es determinar alternativas de

producción a largo plazo, considera requerimientos ecológicos y otras actividades de tipo económico y social. Es un método de manejo regular que considera, principalmente, una silvicultura que se basa en tratamientos de regeneración de árboles padre con aclareos, como cortas intermedias.

Independientemente de los impactos que tienen los tipos de corta que incluye el SICODESI incluye de manera preponderante los aspectos ecológicos característicos de los predios dónde se aplicará. Por ello abre la puerta para que se integre el componente de las comunidades ectomicorrícicas como un elemento determinante de la calidad y productividad del arbolado; además de ser un producto forestal no maderable sujeto de aprovechamiento.

- **Método mexicano de ordenación de bosques irregulares (MMOBI).** Genera una producción potencial máxima por calidad de estación, especie y técnica silvícola. Utiliza una silvicultura que busca mantener el equilibrio entre regeneración continua y mortalidad natural; conserva la espesura adecuada que permite el establecimiento de la regeneración. La selección del arbolado para su derribo se efectúa en toda la estructura vertical del bosque. Se extrae el árbol maduro con el fin de mitigar la competencia y propiciar condiciones de establecimiento de la regeneración y el desarrollo de los ejemplares más jóvenes con posibilidades de llegar a una corta final. El resultado es un bosque irregular continuo.

Con la aplicación del MMOBI en los predios forestales se esperaría que a nivel de los HECM favorezca la existencia de una comunidad diversa en cuanto a su composición de especies y a su distribución espacial y temporal; ya que el dosel arbóreo estará conformado por individuos de diferentes edades y será multiespecífico. Las expectativas son en el sentido de que por cada clase de edad del arbolado, la producción y diversidad de los esporomas se modifique. Al respecto, Martínez (2008) registra que a los 15 años de la primera corta en un rodal de *Pinus sylvestris* L., ambos parámetros disminuyeron de manera significativa, para recuperarse muy rápido entre los 15 y 30 años posteriores. Valdés *et al.* (2003) documentan que la composición y el número de esporomas se modifica de forma sustancial durante los primeros cinco años después de la corta; por lo que adquiere relevancia la existencia de arbolado y cobertura en el dosel que por un lado, garanticen la existencia de propágulos ectomicorrícicos y por otro coadyuven al mantenimiento de la humedad relativa y temperatura en niveles que permitan el desarrollo de los esporomas.

- **Método de desarrollo silvícola (MDS).** Se utiliza en el aprovechamiento de bosques coetáneos de clima templado y frío. Su objetivo es captar el máximo potencial productivo del suelo para lograr un rendimiento sostenido (en volumen y en productos) por medio del concepto de bosque normal regular. Considera cortas de regeneración de árboles padre, liberación y aclareos. El

bosque que resulta de este tipo de manejo son masas arbóreas conformadas por individuos de la misma edad; por lo tanto en función de la etapa sucesional en que se halle la asociación vegetal, será la composición de la comunidad ectomicorrícica.

Desde el punto de vista de la producción de esporomas en las regiones forestales donde su recolecta es de importancia económica para los productores, resulta un método atractivo para favorecer el desarrollo de las especies de HECM de mayor interés. Sin embargo, para ello se requiere conocer su fenología reproductiva y los factores que la modifican, tales como: la precipitación (cantidad y temporalidad), temperatura, humedad relativa, características topográficas del rodal (exposición y pendiente), composición del estrato arbóreo (especies, edad, cobertura), periodo de vida de las fructificaciones y propiedades físico-químicas del suelo (Pilz *et al.*, 2003; Berch y Kranabetter, 2010). Así, por ejemplo, *Chantarellus* sp. inicia su fructificación cuando sus fitobiontes alcanzan la edad de 15 años, por lo tanto durante un turno de 60 años la especie estaría disponible 75% del tiempo (Pilz *et al.*, 2003).

Consideraciones Finales

Las prácticas silvícolas afectan de manera negativa la diversidad de los HECM, al menos inmediatamente después de realizar la corta; aunque los cambios generados parecen estar más relacionados con las modificaciones ambientales que se producen, tanto a nivel edáfico, como en el estrato arbóreo y sotobosque, que con la pérdida de sus hospedantes.

Un aspecto, entre los muchos que se desconocen, relevante por su incidencia directa en la diversidad genética de las comunidades ECM es el correspondiente a los efectos que tiene la pérdida, en el corto plazo, de los propágulos reproductivos (esporas) sobre la dinámica de las poblaciones. Hecho de particular atención cuando el método de regeneración aplicado es la matarrasa; ya que con las otras técnicas se conservan en pie individuos en diferentes proporciones, según sea la técnica silvícola usada, y con ello se mantiene la producción de esporomas, al menos de algunas especies.

Un aspecto que no se debe dejar de lado al integrar el manejo maderable con la recolecta de HCEM son los efectos de los métodos del abastecimiento forestal, los cuales generalmente implican el arrastre de las trozas, el uso de tractores o grúas, el cableado y en consecuencia la pérdida de las capas orgánicas del suelo, donde se desarrollan las ectomicorrizas; compactación del suelo, eliminación del sotobosque, todo lo cual incide de manera negativa en las comunidades ECM del sitio bajo aprovechamiento (Pilz y Molina, 2001). Las condiciones descritas son

particularmente ciertas para los predios forestales de México, aunque se carece de estudios que documenten las relaciones entre los métodos de manejo y los HECM.

En el ámbito internacional durante los últimos 15 años ha crecido el interés de los investigadores por determinar el impacto que tiene el aprovechamiento maderable en las comunidades ECM y en la producción de esporomas, en particular en los correspondientes a las especies de uso comestible (Wright *et al.*, 1997; Pilz y Molina, 2001; Bonet *et al.*, 2004; Luoma *et al.*, 2004; Berch y Kranabetter, 2010). Para el caso de México, a la fecha son notablemente escasos los estudios de este tipo; al respecto, Valdés *et al.*, 2003 y Valdés *et al.*, 2009 han documentado información sobre el particular, ambos trabajos se realizaron en el estado de Oaxaca, en rodales de *Pinus oaxacana* Mirov sometidos al método de regeneración de árboles padre con y sin quema (cinco años antes del estudio), pero en diferentes tiempos. Sus resultados no mostraron diferencias entre los tratamientos en cuanto a la riqueza y composición de los HECM y observaron una alta emergencia de esporomas. Información que difiere con lo documentado en otros países (Wright *et al.*, 1997; Luoma *et al.*, 2004). Quiñones *et al.* (2008) determinaron la abundancia y diversidad de los HECM (esporomas) presentes en los bosques de *Pinus arizonica* Engelm. bajo cuatro condiciones ecológicas: quema, tala, regeneración (plantación) y bosque natural. En las dos primeras se determinaron los más bajos índices de diversidad; en tanto que la zona sin disturbio tuvo los valores más altos, lo mismo ocurrió con la equitatividad. En cuanto al área de regeneración se caracterizó por una mayor frecuencia de esporomas; aunque los autores no indican la edad de la plantación, ni el tiempo transcurrido entre los disturbios y la toma de datos, información importante para la interpretación de sus resultados.

Con base en la relevancia que tiene el aprovechamiento de los hongos silvestres comestibles y que una gran cantidad de ellos son ectomicorizógenos es evidente la necesidad de conocer las relaciones causa-efecto que existen entre las diferentes prácticas silvícolas y la riqueza, abundancia y frecuencia tanto de los esporomas, como de las ectomicorrizas; ya que a partir de su reconocimiento será factible definir estrategias que conjunten la extracción maderable con la recolecta de los HECM en un plan de manejo forestal único que garantice la conservación de los recursos y la rentabilidad del aprovechamiento, todo ello en beneficio de los productores.

Es fundamental determinar el tiempo de recuperación de las comunidades ECM después de los tratamientos silvícolas, en particular de las especies con importancia económica, a fin de hacer recomendaciones en cuanto al tipo y periodicidad de los turnos de aprovechamiento, de las cortas intermedias o bien sobre la posibilidad de mantener superficies sin intervenir en dónde se privilegie la recolección de esporomas. Un ejemplo de esto último, sería la limitación de rodales dedicados al aprovechamiento de *Tricholoma magnivelare* y cuya edad deberá ser, para el caso de México, de 70 años (Zamora-Martínez y Nieto de Pascual, 2004); pues para el área de Columbia Británica la edad de los bosques dónde fructifica esa especie es

de 80 a 120 años (Berch y Kranabetter, 2010). Outerbridge *et al.* (2009) resaltan los beneficios de algunas técnicas como: las cortas en bloques de tamaño mínimo, la protección del piso forestal y la retención de árboles vivos (método de selección y árboles protectores), en el restablecimiento de los HECM.

Dada la gran variabilidad de condiciones ecológicas y la enorme diversidad fúngica presente en los ecosistemas del país, aunada a la poca organización de los productores forestales del sector primario y al reducido número de micólogos, una opción de trabajo es sin duda la integración de grupos interdisciplinarios con micólogos, ecólogos, dasónomos y economistas que coadyuven con su experiencia a generar el conocimiento que permita hacer una mejor planeación del manejo forestal, desde una visión más integral. Lo anterior puede ser bajo el concepto del manejo de ecosistemas forestales, el cual considera a las actividades forestales en el marco de las interacciones ecológicas, económicas y sociales, dentro de un área determinada y en el contexto del corto y el largo plazo (Aguirre, 1997).

CONCLUSIONES

Los hongos ectomicorrizógenos (HECM) son parte fundamental de la biota de los ecosistemas forestales, en los que participan en forma activa y relevante en la regulación de diversos procesos, como la mineralización, absorción y transporte de los elementos nutritivos que sus fitobiontes requieren para la realización de la fotosíntesis, sobre la cual también inciden, mediante el control del flujo de carbohidratos. Además, la comunidad ectomicorrícica reúne una cantidad considerable del carbono almacenado en la parte edáfica del ecosistema.

En este contexto, es importante que en las investigaciones ecológicas y los inventarios de los HECM se consideren como unidades de estudio y de manera individual a los esporomas, las esporas, el micelio y las ectomicorrizas, pero que al final, sus resultados sean susceptibles de integrarse, para obtener un conocimiento global de las comunidades ECM y de los HECM que las constituyen.

Los estudios cuya unidad de estudio es el esporoma deberán incluir de manera en sus metas la determinación de cómo, cuánto y en qué momento se modifica su emergencia, en respuesta a la presencia de disturbios naturales o inducidos por la actividad humana. Inclusive cuando esto ocurre a consecuencia de las prácticas silvícolas que normalmente se realizan como parte de la extracción maderable. El monitoreo de los esporomas genera, en primera instancia, información relativa a la fenología reproductiva, la cual desde el punto de vista del aprovechamiento del recurso, permite establecer las épocas de recolecta que garanticen la reproducción sexual de la especie sujeta al manejo y con ello el mantenimiento de la diversidad genética de la misma. Sin embargo, aun existe muy poca información del impacto de la remoción constante de los esporomas sobre la diversidad genética de las poblaciones fúngicas.

En segundo término, se obtienen datos referentes a la productividad por unidad de superficie (peso seco o peso fresco), los cuales son básicos para definir las cuotas de recolecta que avalen la protección del recurso y la rentabilidad de su recolección. Un aspecto poco abordado, pero no menos destacado, es el referente al tiempo de maduración de los esporomas; ya que su conocimiento facilitaría la toma de decisiones sobre la periodicidad del monitoreo y del manejo post-recolecta (p.ej: vida en anaquel) de algunas especies en particular.

En el mismo contexto de los trabajos con esporomas, a finales del siglo XX surgieron los estudios de modelado que se fundamentan en los sistemas de información geográfica y cuya aportación consiste en la descripción de tendencias relativas a modificaciones en el hábitat que incidan en la riqueza, abundancia y distribución de los HECM. Con base en ellos se participa de manera activa en la definición de

estrategias encaminadas a la conservación y fomento de la biodiversidad de los HECM.

Los procesos de dispersión y germinación de las esporas de las especies fúngicas ECM son significativos en la infección de las raíces de sus fitobiontes y conllevan a la formación de ectomicorrizas que promueven el establecimiento y supervivencia del arbolado joven. En este sentido, los trabajos de investigación cuyas unidades de estudio son las esporas aportan información básica sobre su potencial como inóculo en áreas sujetas a disturbios naturales o inducidos; respecto a su viabilidad, los mecanismos físicos y fisiológicos que les permiten sobrevivir en ambientes adversos; el tipo de dispersión y los agentes involucrados en ella; así como los mecanismos de “identificación” y facilitación de la germinación que se presentan a nivel de la rizoósfera, los cuales son determinantes para la exploración y colonización de nuevos hábitats.

A partir de ensayos *in vitro* e *in situ* con el micelio se genera un conjunto de datos referentes a la estructura y diversidad de las poblaciones de los HECM, a través del tiempo y el espacio. Cuando los experimentos incluyen aspectos fisiológicos, sus resultados permiten conocer los mecanismos de translocación, transporte y asimilación de los nutrimentos y del agua, lo que coadyuva a precisar la función de los HECM dentro del ecosistema. Otro aspecto que se aborda desde la perspectiva micelial, es el impacto de los hongos en la estructura del suelo, que a su vez incide en su conservación.

El análisis molecular de las micorrizas (puntas de raíces micorrizadas) es fundamental para la determinación de las afinidades filogenéticas de los hongos involucrados en dicha simbiosis; por lo tanto, a partir de su definición es factible establecer la especificidad micobionte – fitobionte y viceversa, que a su vez es primordial para conocer las relaciones de sucesión presentes entre ambos. Así como, para describir las interacciones de competencia que suceden a nivel radicular entre las diferentes especies fúngicas. El producto son conocimientos aplicables en el manejo de las ectomicorrizas en programas de reforestación, revegetación o restauración que garanticen el éxito de las plántulas forestales en términos de supervivencia y establecimiento.

La integración de los resultados de los estudios a nivel edáfico (comunidades ectomicorrícicas) con los provenientes de las investigaciones a partir de las estructuras sexuales de los HECM hará posible tener una visión holística del papel que tienen estos organismos en los diferentes ecosistemas donde se desarrollan, acción que sólo es posible concretar con la conformación de grupos de trabajo interdisciplinarios que aborden el problema bajo la perspectiva de las condiciones ecológicas, sociales y económicas prevalecientes en una región. Lo anterior se define a fin de poder responder a las demandas de conocimientos que posibiliten la elaboración de programas de manejo sostenible de las poblaciones de HECM de

usos comestible y medicinal, en primera instancia; además de consolidar capacidades que coadyuven a diagnosticar, de manera eficaz los impactos del cambio climático en las comunidades ECM.

Ante el poco financiamiento que se le da a la investigación en México, una primera acción consistiría en promover el fortalecimiento de las redes de trabajo existentes que fomenten el intercambio de ideas y conocimientos que contribuyan a integrar líneas de investigación sólidas con el propósito de aprovechar las capacidades e infraestructura existentes en las diversas instituciones de investigación.

Los trabajos de investigación relativos a los HECM se visualizan desde dos perspectivas: los esporomas y las ectomicorrizas. En relación a los esporomas, su estudio continua siendo relevante por la importancia socioeconómica que su recolecta tiene para las comunidades rurales; en consecuencia deben mantenerse e impulsarse los proyectos relativos al inventario y monitoreo a mediano plazo y a una escala regional de sus poblaciones. Es importante hacer conciencia en los investigadores forestales de la relevancia que tienen los HECM en el desarrollo del bosque, de manera que se les considere en la definición de los criterios e indicadores de evaluación dentro de las parcelas permanentes de monitoreo forestal. Ésto facilitaría la toma periódica de información y su integración en bases de datos regionales disponibles para los tomadores de decisiones sobre el manejo y la conservación de los recursos naturales, en particular de los fúngicos.

Con base en los resultados obtenidos a la fecha, una actividad prioritaria, indudablemente, es la estandarización de los criterios para definir las unidades de muestreo, la periodicidad de los muestreos, el tipo de muestreo, los métodos estadísticos adecuados para el análisis de la información, en función de los objetivos planteados. Lo anterior permitirá contar con datos comparables que en el mediano plazo contribuyan a la construcción de un acervo de conocimientos básicos sobre la micobiota ectomicorrícica del país.

En relación al estudio de las ectomicorrizas, las investigaciones en México son menos comunes, sobre todo porque su realización implica la aplicación de técnicas moleculares poco practicadas en el entorno nacional, resultado de la falta de infraestructura y de personal capacitado. No obstante, es prioritario su desarrollo mediante el establecimiento de redes de trabajo enfocadas a la definición de la estructura y la diversidad de las comunidades ectomicorrícicas presentes en los bosques templados y tropicales.

Es importante definir las prioridades de investigación, algunas de las cuales se enlistan a continuación:

- Especies raras con aparente distribución restringida.
- Especies o complejos de especies sujetas a una recolección intensiva en algunas regiones.

- Cartografía de la distribución y la zonificación de las áreas potenciales para el desarrollo de las especies de HECM.
- Identificación de los micobiontes asociados a las especies arbóreas maderables de México.
- Diversidad genética de las comunidades ectomicorrícicas de los bosques templados y tropicales de México.
- Impacto del cambio climático en las comunidades ectomicorrícicas, sobre todo en ambientes que se han identificado como muy vulnerables (bosques mesófilos).
- Efecto de los diferentes tipos de manejo forestal sobre los HECM, en el corto, mediano y largo plazo, así como el tipo de tratamientos silvícolas utilizados y sus consecuencias en el funcionamiento del ecosistema, con el propósito de integrar a los HECM en los programas de manejo forestal de tal manera que estos realmente consideren el aprovechamiento integral de los recursos forestales.
- Inventarios y monitoreos de esporomas en predios forestales sujetos a aprovechamiento maderable, con el propósito de definir rodales productores de HECM y las actividades silvícolas favorables para el desarrollo de especies fúngicas de alto valor comercial.
- Con base en la información generada en los inventarios y monitoreos elaborar programas de manejo para el aprovechamiento a nivel regional y por especie de HECM que garanticen su propagación, conservación y rentabilidad.

Finalmente, la revisión documental que se expone en el presente trabajo es una aportación a la integración de la información generada a nivel nacional sobre la ecología, el monitoreo y manejo de las poblaciones de HECM, que al confrontarse con los resultados obtenidos en otras partes del mundo evidencian el restringido campo de acción de los estudios realizados en el país. Las experiencias se limitan a la estimación de la producción de esporomas en localidades muy puntuales y periodos de evaluación reducidos, cuyos datos son aproximaciones con valor sólo en el área de influencia de los predios dónde se obtuvieron.

Es clara la falta de investigaciones que aborden en conjunto los aspectos dasonómicos, edáficos y fúngicos, los cuales son indispensables para definir estrategias de manejo de las poblaciones silvestres de los HECM compatibles con la conservación de los recursos forestales. También es notoria la nula atención que se le ha dado al estudio de los efectos que tienen los diferentes métodos silvícolas que se aplican para la extracción de madera sobre la emergencia de los esporomas y en la abundancia y riqueza de las especies ECM. Aspectos que de ser considerados facilitarían la integración de la recolecta de los HECM de interés comercial a los programas de manejo maderable, mediante la delimitación de rodales con alta producción de esporomas o bien con la modificación del tipo de corta o de la periodicidad de los turnos de corta, por ejemplo.

Una última reflexión sobre la necesidad de fomentar la ejecución de estudios que aborden a las ectomicorrizas desde los puntos de vista fisiológico, genético y taxonómico, aspectos todavía pendientes, pues sus resultados son fundamentales para el conocimiento de la funciones, la estructura y diversidad de las comunidades ECM presentes en los diferentes ecosistemas del país. Así mismo, es importante fomentar las investigaciones de estos organismos en los ambientes tropicales, semiáridos y áridos, los cuales están escasamente explorados.

REFERENCIAS

- Abuzinadah, R. A. and D. J. Read. 1986. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. I. Utilization of peptides and proteins by ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* 103: 481-493.
- Abuzinadah, R. A. and D. J. Read. 1989. The role the proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants.V. Nitrogen transfer in birch (*Betula*) grown in association with mycorrhizal and non-mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 112: 61-68.
- Agerer, R. 1991. Characterization of ectomycorrhiza. *Methods in Micro* 23: 25–73.
- Agerer, R. 2001 Exploration types of ectomycorrhizae. A proposal to classify ectomycorrhizal mycelia systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. *Mycorrhiza* 11:107-114.
- Agerer, R. 2006. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. *Mycol. Progress* 5: 67–107.
- Aguirre C., O. A. 1997. Hacia el manejo de ecosistemas forestales. *Madera y Bosques*. 3(2): 3-11.
- Allen, M.F., 1991. *The Ecology of Mycorrhizae*, Cambridge University Press, Cambridge. UK. 184p.
- Alvarado L., G. y J. M. Manzola C. 1993. Análisis de la productividad de hongos comestibles en dos tipos de vegetación del Campo Experimental Forestal “San Juan Tetla”, Puebla. Informe de Servicio Social (Tesina). ENEP-Zaragoza, UNAM. México, D. F. México. 83 p.
- Arnebrandt, K., H. Ek, R. D. Finlay and B. Söderström. 1993. Nitrogen traslocation between *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. seedlings inoculated with *Frankia* and *Pinus contorta* Doug. ex Loud seedlings connected by a commun ectomycorrhizal mycelium. *New Phytol.* 124: 231-242.
- Arnolds, E. 1992. The analysis and classification of fungal communitie with special to macrofungi. *In*: Winterhoff, W. (Ed.). *Fungi in vegetation science*. pp. 7-47.
- Arteaga M., B., y C. Moreno Z. 2006. Los hongos silvestres comestibles de Santa Catarina de Monte, Estado de México. *Revista Chapingo. Serie: Ciencias forestales y del ambiente*. 12(2):125-131.
- Barkman, J. J. 1987. Methods and results of mycocoenological research in the Netherlands. *In* Pacioni, G. (Ed.). *Studies on fungal communities*. University of l'Aquila. L. Aquila Italy. pp. 7-38.
- Berch, S. M. and J. M. Kranabetter. 2010. Compatible management of timber and pine mushrooms. B.C. Min. For. Range, For. Sci. Prog., and Cent. Non-Timber Resources, Royal Roads Univ., Victoria, B.C. Land Manag. Handb. 64. 17 p.
- Binkley, D., Y. Son and D. W. Valentine. 2000. Do forests receive occult inputs of nitrogen? *Ecosystems* 3: 321–331.
- Boa, E. 2005. Los hongos silvestres comestibles; Perspectiva global de su uso e importancia para la población. FAO, Rome. Italy. *Productos Forestales No Madereros* No. 17. 163 p.

- Bogeat-Triboulot M. B., F. Bartoli, J. Garbaye, R. Marmeisse and D. Tagu 2004. Fungal ectomycorrhizal community and drought affect root hydraulic properties and soil adherence to roots of *Pinus pinaster* seedlings. *Plant Soil* 267:213-223.
- Bonello, P., T. D. Bruns and M. Gardes. 1998. Genetic structure of a natural population of the ectomycorrhizal fungus *Suillus pungens*. *New Phytol.* 138: 533-542.
- Bonet, J. A., C. R. Fischer and C. Colinas. 2004. The relationship between forest age and aspect on the production of sporocarps of ectomycorrhizal fungi in *Pinus sylvestris* forests of the central Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 203: 157-175.
- Brownlee C., J. A. Duddridge, A. Malibari and D. J. Read. 1983 The structure and function of mycelia systems of ectomycorrhizal roots with special reference to their role in forming inter-plant connections and providing pathways for assimilate and water transport. *Plant Soil* 71:433-443.
- Brundrett, M. C. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil* 320:37–77
- Bruns, T. D. 1995. Thoughts on the processes that maintain local species diversity of ectomycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 170, 63–73.
- Bruns, T. D. and D. J. Read. 2000. *In vitro* germination of nonphotosynthetic, myco-heterotrophic plants stimulated by fungi isolated from the adult plants. *New Phytol.* 148:335–342.
- Bruns, T. D., M. I. Bidartondo, and D. L. Taylor. 2002. Host specificity in Ectomycorrhizal Communities: What Do the Exceptions Tell Us?. *Integ. and Comp. Biol.* 42:352–359.
- Bruns, T. D. and P. G. Kennedy. 2009. Individuals, populations, communities and function: the growing field of ectomycorrhizal ecology. *New Phytologist.* 182: 12–14.
- Buscardo, E., S. Rodríguez-Echeverría, P. De Angelis y H. Freitas. 2009. Comunidades de hongos ectomicorrícicos en ambientes propensos al fuego: compañeros esenciales para el reestablecimiento de pinares mediterráneos. *Ecosistemas* 18(2):55-63.
- Carfrae, J. A., K. R. Skene, L. J. Sheppard, K. Ingleby and A. Crossley. 2006. Effects of nitrogen with and without acidified sulphur on an ectomycorrhizal community in a Sitka spruce (*Picea sitchensis* Bong. Carr) forest. *Environ. Pollution* 196:159-171.
- Cline, E. T., J. F. Ammirati and R. Edmonds. 2005. Does proximity to mature trees influence ectomycorrhizal fungus communities of Douglas-fir seedlings? *New Phytologist* 166:993-1009.
- Cline, E. T., B. Vinyard and R. Edmonds. 2007. Spatial effects of retention trees on mycorrhizas and biomass of Douglas-fir seedlings. *Can. J. For. Res.*37(2): 430–438.

- Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). 2006. Plan Estratégico de Comercialización. <http://148.223.105.188:8081/planestrategico/planestrategico.asp?codigo=2340> (Consulta 03/2010).
- Courty, P. E., A. Franc, J.C. Pierrat and J. Garbaye. 2008. Temporal Changes in the Ectomycorrhizal Community in Two Soil Horizons of a Temperate Oak Forest. *Appl. Environ. Microbiol.* 74(18): 5792–5801.
- Cullings, K. W., D. R. Vogler, V. T. Parker and S. K. Finley. 2000. Ectomycorrhizal specificity patterns in a mixed *Pinus contorta* and *Picea engelmannii* forest in Yellowstone National Park. *Applied and Environmental Microbiology.* 66: 4988–4991.
- Dahlberg, A. 2001. Community ecology of ectomycorrhizal fungi: an advancing interdisciplinary field. *New Phytologist* 150: 555–562.
- Daniel, T. W., J. A. Helms and F. S. Baker. 1983. Principios de silvicultura. 1ª Edición en Español. McGraw-Hill. México, D. F. México. 486 p.
- Deacon, J. W., S. J. Donaldson and F. T. Last. 1983. Sequences and interactions of mycorrhizal fungi on birch. *Plant and Soil* 71: 257-262.
- DeLuca, T. H., O. Zackrisson, M-C. Nilsson and A. Sellstedt. 2002. Quantifying nitrogen fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature* 419:917-920.
- Dickie, I. A. 2007. Host preference, niches and fungal diversity. *New Phytologist* 174: 230–233.
- Duckworth, J.C., M. Kent and P. M. Ramsay. 2000. Plant functional types: An alternative to taxonomic plant community description in biogeography? *Progress in Physical Geography* 24: 512-542.
- Duddridge J A, A Malibari and D. J. Read. 1980. Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. *Nature* 283:834-836.
- Durall, D. M., S. Gamiet, S. W. Simard, L. Kudrna and S. M. Sakakibara. 2006. Effects of clearcut logging and tree species composition on the diversity and community composition of epigeous fruit bodies formed by ectomycorrhizal fungi. *Can. J. Bot.* 84(6): 966–980.
- Egerton-Warburton, L. M., J. I. Querejeta and M. F. Allen. 2007. Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants. *J. Exp. Bot.* 6:1473- 1483.
- Egli, S., F. Ayer, M. Peter, B. Eilmann and A. Rigling. 2010. Is forest mushroom productivity driven by tree growth? Results from a thinning experiment *Ann. For. Sci.* 67 (5):doi:10.1051/forest/20110011:MSNr 509.
- Ek, H., S. Andersson and B. Sördeström. 1996. Carbon and nitrogen flow in silver birch and Norway spruce connected by a common mycorrhizal mycelium. *Mycorrhiza.* 6: 465-467.
- Fajardo López, M., P. Männer, A. Willmann, R. Hampp and U. Nehls. 2007. Increased trehalose biosynthesis in Hartig net hyphae of ectomycorrhizas. *New Phytologist* 174, 389–398.

- Feest, A., T. D. Aldred and K. Jedamzik. 2009. Biodiversity quality: a paradigm for biodiversity. *Ecological indicators* Vol. 10(6): 1077-1082. doi:10.1016/ ecolind.2010.04.002: Posted May 21 2010).
- Fleming, L. V., J. W. Deacon and F. T. Last. 1986. Ectomycorrhizal succession in a Scottish birch wood. *In: Guaninazzi-Pearson, V. and S. Gianinazzi (Eds.). Physiological and genetical aspects of mycorrhizae.* INRA-Press. Paris. France. pp. 259-264.
- Finlay, R. D. and D. J. Read. 1986. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants I. Translocation of ¹⁴C-labelled carbon between plants interconnected by a common mycelium. *New Phytologist* 103: 143-156.
- Finlay, R. D. 1992. Uptake and translocation of nutrients by ectomycorrhizal fungal mycelia. *In: Read, D. J., D. H. Lewis, A. H. Fitter and I. J. Alexander.(Eds.). Mycorrhizas in ecosystems.* CABI. University Press. Cambridge, UK. pp. 91-97.
- Gardes, M. and T. D. Bruns. 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology* 2: 113–118.
- Gardes, M. and T. D. Bruns. 1996. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and belowground views. *Can. J. Bot.* 74:1572-1583.
- Garibay-Orijel, R., J. Córdova, J. Cifuentes, R. Valenzuela, A. Estrada-Torres y A. Kong. 2009. Integrating wild mushrooms use into a model of sustainable management for indigenous community forests. *Forest Ecology and Management.* 258: 122-131.
- Garibay-Orijel, R., M. Martínez-Ramos y J. Cifuentes. 2009. Disponibilidad de esporas de hongos comestibles en los bosques de pino-encino de Ixtlán de Juárez, Oaxaca. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 521- 534.
- Gómez C., M., J. F. Castellanos B., M. C. Zamora-Martínez, M. A. Cano, E. Bravo, G. Rodríguez y M. Valdés. 2002. Factores limitantes para la conservación del hongo blanco de ocote en Oaxaca. *In: Memorias del VII Foro Estatal de Investigación Científica y Tecnológica.* CONACYT-SIBEJ, Oaxaca, Oax. México. pp. 173-177.
- Gomes, E. A., M. C. M. Kasuya, E. G. de Barros, A. C. Borges and E. I. F. Araújo. 2002. Polymorphism in the internal transcribed spacer (ITS) of the ribosomal DNA of 26 isolates of ectomycorrhizal fungi. *Genetics and Molecular Biology.* 25 (4): 477-483.
- Granados-Sánchez, D., G. F. López-Ríos y M. A. Hernández-García. 2007. Ecología y silvicultura en bosques templados. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente.* 13(1): 67-83.
- Guescini, M., R. Pierleoni, F. Palma, S. Zeppa, L. Vallorani, L. Potenza, C. Sacconi, G. Giomari and V. Stocchi. 2003. Characterization of the *Tuber borchii* nitrate reductase gene and its role in ectomycorrhizae. *Molecular Genetics and Genomics* 269: 807-816.
- Hawley G. L. 2006. Ectomycorrhizal characterisation, species diversity and community dynamics in *Pinus patula* Schelcht. *et Cham.* Plantations.

- Dissertation for the degree of Doctor of Philosophy (Microbiology). Rhodes University. Grahamstown, Eastern Cape Province. South Africa. 277 p.
- Hawley, R. C. y D. M. Smith. 1982. *Silvicultura práctica*. 2a Edición. Ediciones Omega. Barcelona España. 544 p.
- Hernández-Díaz, L. 1998. Evaluación de la productividad de los hongos comestibles silvestres en el Volcán La Malitzin, estado de Tlaxcala. Tesis de Licenciatura. Departamento de Agrobiología, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Ixtacuixtla, Tlax. México. 74 p.
- Heinonsalo, J. 2004. The effects of forestry practices on ectomycorrhizal fungal communities and seedling establishment. Academic dissertation of General Microbiological. Faculty of Biosciences of the University of Helsinki. Helsinki, Finland. 72 p.
- Hogberg, P., A. H. Plamboeck, A. F. S. Taylor and P. M. A. Fransson. 1999. Natural ^{13}C abundance reveals trophic status of fungi and host-origin of carbon in mycorrhizal fungi in mixed forests. *In: Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96 pp. 8534–8539.
- Horton, T. R. and T. D. Bruns. 2001 The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black-box. *Molecular Ecology*. 10: 1855–1871.
- Horton, J. L. and S. C. Hart. 2004. Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process. *Trends in Ecology Evolution* 13: 232–235.
- Ishida, T. A., K. Nara and T. Hogetsu. 2007. Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: insight from eight host species in mixed conifer-broadleaf forests. *New Phytologist*. 174: 430–440.
- Izzo, A., J. Agbowo and T. D. Bruns. 2005a. Detection of plot-level changes in ectomycorrhizal communities across years in an old-growth mixed-conifer forest. *New Phytologist*. 166: 619–630.
- Izzo, A., M. Meyer, J. M. Trappe, M. North, and T. D. Bruns. 2005b. Hypogeous Ectomycorrhizal Fungal Species on Roots and in Small Mammal Diet in a Mixed-Conifer Forest. *For. Sci.* 51(3): 243–254.
- Jargeat, P., G. Gay, J.-C. Debaud and R. Marmeisse. 2000. Transcription of a nitrate reductase gene isolated from the symbiotic basidiomycete fungus *Hebeloma cylindrosporum* does not require induction by nitrate. *Molecular and General Genetics* 263: 948-956.
- Jennings, G. H. 1995. The physiology of fungal nutrition. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 420-424.
- Johnson, C. N. 1996. Interactions between mammals and ectomycorrhizal fungi. *Trends Ecol Evol* 11:503–507.
- Jones, M. D., D. M. Durall, S. M. K. Harniman, D. C. Classen and S. W. Simard. 1997. Ectomycorrhizal diversity on *Betula papyrifera* and *Pseudotsuga menziesii* seedlings grown in the greenhouse or outplanted in single-species and mixed plots in southern British Columbia. *Can J. For Res* 27: 1872-1889.
- Jones, M. D., D. M. Durall and J. W. G. Cairney. 2003. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytologist* 157: 399–422.

- Jordy, M. N., L. S. Azemar, A. Brun, B. Botton and J. C. Pargney. 1998. Cytolocalization of glycogen, starch, and other insoluble polysaccharides during ontogeny of *Paxillus involutus/Betula pendula* ectomycorrhizas. *New Phytologist* 140, 331–341.
- Kennedy, P. G., A. D. Izzo and T. D. Bruns. 2003. There is high potential for the formation of common mycorrhizal networks between understorey and canopy trees in a mixed evergreen forest. *Journal of Ecology*. 91:1070-1080.
- Kennedy, P. G. and T. D. Bruns. 2005. Priority effects determine the outcome of ectomycorrhizal competition between two *Rhizopogon* species colonizing *Pinus muricata* seedlings. *New Phytologist* 166:631–638.
- Kennedy, P. G., S. Hortal, S. E. Bergemanns and T. D. Bruns. 2007. Competitive interactions among three ectomycorrhizal fungi and their relation to host plant performance. *Journal of Ecology*. 95: 1338–1345.
- Kennedy, P. G. and Peay. 2007.. Different soil moisture conditions change the outcome of the ectomycorrhizal symbiosis between *Rhizopogon* species and *Pinus muricata*. *Plant and Soil* 291:155–165.
- Kennedy, P. G., K. G. Peay and T. D. Bruns. 2009. Root tip competition among ectomycorrhizal fungi: Are priority effects a rule or an exception? Root tip competition among ectomycorrhizal fungi: Are priority effects a rule or an exception?. *Ecology*. 90(8): 2098–2107.
- Kjoller, R. and T. D. Bruns. 2003. *Rhizopogon* spore bank communities within and among California pine forests. *Mycologia* 95:603–613.
- Kranabetter, M. 1999. The effect of refuge trees on a paper birch ectomycorrhiza community. *Can. J. Bot.* 77(10): 1523–1528.
- Kranabetter, M. 2000. The effect of refuge tree on a paper birch ectomycorrhiza community. Forest Service Prince Rupert Region. Prince Rupert, BC, Canada. Extension Note # 40. 4 p.
- Kranabetter, M., J. Friesen, S. Gamiet, and P. Kroeger. 2005. Ectomycorrhizal mushroom distribution by stand age in western hemlock – lodgepole pine forests of northwestern British Columbia. *Can. J. For. Res.* 35(7): 1527–1539.
- Lazaruk, L. W., G. Kernaghan, S. E. Macdonald and D. Khasa. 2005. Effects of partial cutting on the ectomycorrhizae of *Picea glauca* forests in northwestern Alberta. *Can. J. For. Res.* 35(6): 1442–1454.
- Lance, W., L. G. Kernaghan, S. E. Macdonald, and D. Khasa. 2005. Effects of partial cutting on the ectomycorrhizae of *Picea glauca* forests in northwestern Alberta. *Can. J. For. Res.* 35(6): 1442–1454.
- Last, F. T., P. Mason, A., K. Ingleby and L. V. Fleming. 1984. Succession of fruit bodies of sheathing mycorrhizal fungi associated with *Betula pendula*. *Forest Ecology and Management* 9: 229-234.
- Leake, J. R., D. Johnson, D. P. Donnelly, G. E. Muckle, L. Boddy and D. J. Read. 2004. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany* 82, 1016–1045.

- Lilleskov E A, T J Fahey and G. M. Lovett. 2001. Ectomycorrhizal, fungal aboveground community change over an atmospheric nitrogen deposition gradient in Alaska. *Ecol. Appl.* 11:397-410.
- Lilleskov, E. A., T J Fahey, T. R. Horton and G. M. Lovett. 2002. Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska. *Ecology*. 83: 104-115.
- Lilleskov, E. A. and T. D. Bruns. 2003. Root colonization dynamics of two ectomycorrhizal fungi of contrasting life history strategies are mediated by addition of organic nutrient patches. *New Phytologist*. 159:141–151.
- Lilleskov, E. A., T.D. Bruns, T. R. Horton, D. L. Taylor and Paul Grogan. 2004. Detection of forest stand-level spatial structure in ectomycorrhizal fungal communities. *Microbiology Ecology* 49: 319–332.
- Lilleskov, E. A. and T. D. Bruns. 2005. Spore dispersal of a resupinate ectomycorrhizal fungus, *Tomentella sublilacina*, via soil food webs. *Mycologia* 97(4): 762–769.
- López V., L. I. E. 2009. Distribución conocida de algunas especies de hongos comestibles en los bosques templados de Oaxaca, México. tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. México. 118 p.
- Luoma, D. L. 1991. Annual changes in seasonal production of hypogeous sporocarps in Oregon Douglas-fir forests. *In*: Ruggiero, L.F., Aubry, K.B., Carey, A.B., Huff, M.H. (Tech. Coords.), *Wildlife Habitat Relationships in Old-Growth Douglas-fir Forests*. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PNWGTR- 285. Pac. Northwest Res. Stn., Portland, OR. USA. pp. 83–89.
- Luoma, D. L., R. E. Frenkel and J. M. Trappe. 1991. Fruiting of hypogeous fungi in Oregon Douglas-fir forests: seasonal and habitat variation. *Mycologia* 83: 335-353.
- Luoma, D. L., J. L. Eberharta, R. Molina and M. P. Amaranthus. 2004. Response of ectomycorrhizal fungus sporocarp production to varying levels and patterns of green-tree retention. *Forest Ecology and Management* 202: 337–354.
- Luoma, D., L. Ch. A. Stockdale, R. Molina and J. L. Eberharta. 2006. The spatial influence of *Pseudotsuga mensiezii* retention trees on ectomycorrhiza diversity. *Can. J. For. Res.* 36: 2561-2573.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm. London, UK. 179 p.
- Marjanovic, Z. and U. Nehls. 2008. Ectomycorrhiza and Water Transport. *Mycorrhiza*. *In*: A Varna Heidelberg (Ed.). Springer-Verlag. Berlin. Germany. pp. 149-159.
- Martin, K. J. 2007. Introduction to Molecular Analysis of Ectomycorrhizal Communities. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 71(2):601-610.
- Martínez-Carrera, D., P. Morales, E. Pellicer, H. González L., A. Aguilar, P. Ramírez, P. Ortega, A. Largo, M. Bonilla and M. Gómez. 2002. Studies on the traditional management, and procesing of matsutake mushrooms in Oaxaca, Mexico. *Mycologia Aplicada International*. 14: 25-42.
- Martínez P., F. 2008. Producción de carpóforos de macromicetes epigeos en masas ordenadas de *Pinus sylvestris* L. Tesis doctoral. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid, España. 291 p.

- Martínez R., M. 2008. Grupos funcionales. *In*: Soberón, J., G. Halfter y J. Llorente-Bousquets (Comp.). Capital natural de México. Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México, D. F. México. pp.365-412.
- Mason, P. A., F. T. Last, J. Wilson, J. W. Deacon, L. V. Fleming and F. M. Fox. 1987. Fruiting and sucesion of ectomycorrhizal fungi. *In*: Pegg, G. P. and P. G. Ayers. (Eds.). Fungal infctions of plants. Cambridge University Press. Cambridge. UK. pp. 253-268.
- McGuire, K. L., S. D. Allison and K. K. Tresede. 2009. Spatial segregation of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi in boreal and tropical forest soils. *In*: Proceedings 94 Annual ESA Metting. August, 2009. Albuquerque, NE. USA. s/p.
- McKendrick, S. L., J. R. Leake, D. L. Taylor, and D. J. Read. 2000. Symbiotic germination and development of myco - heterotropic plant in nature: Ontogeny of *Corallorhiza trifida* and characterization of its mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 145:523–537.
- Méndez C., C. N. 2002. Influencia de la humedad edáfica en la producción de *Tricholoma magnivelare* (Peck) Redhead (Fungi) en Ixtlán, Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico y Agropecuario No. 23 de Oaxaca. Xoxocotlán, Oax. México. 70 p.
- Miller, S. L., M. McClean, N. L. Stanton and S. E. Williams. 1998. Mycorrhization, physiognomy, and first-year survivability of conifer seedlings following natural fire in Grand Teton National Park. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 115-122.
- Millikin-Ishikawa, C. and C. S. Bledsoe. 2000. Seasonal and diurnal patterns of soil water potential in the rhizosphere of blue oaks: evidence for hydraulic lift. *Oecologia* 125:459-465.
- Molina, R. H., Massicotte and J. M. Trappe. 1992. Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: Community-ecological consequences and practical implications. *In* M. F. Allen (Ed.). Mycorrhizal functioning: An integrative plant-fungal process. Chapman and Hall, New York, NY. USA. pp. 357–423.
- Molina, R., D. Pilz, J. Smith, S. Dunham, T. Dreisbach, T. O'Dell and M. Castellano. 2001. Conservation and Management of Forest Fungi in the Pacific Northwestern United States: an Integrated Ecosystem Approach. *In*: Moore, D., M. M. Nauta, S. E. Evans and M. Rotheroe (Eds.). Fungal Conservation - Issues and Solutions. Cambridge University Press, Cambridge UK. pp. 19-63.
- Nehls, U. 2008. Mastering ectomycorrhizal symbiosis: the impact of carbohydrates. *Journal of Experimental Botany* 59:1097-1108.
- Nehls, U., A. Bock, W. Einig and R. Hampp. 2001. Excretion of two proteases by the ectomycorrhizal fungus *Amanita muscaria*. *Plant Cell and Environment* 24: 741–747.
- Nehls, U., N. Grunze, M. Willmann, M. Reich and H. Kuster. 2007. Sugar for my honey: carbohydrate partitioning in ectomycorrhizal symbiosis. *Phytochemistry* 68: 82–91.

- Newberry, D. M., I. J. Alexander and J. A. Rother. 2000. Does proximity to conspecific adults influence the establishment of ectomycorrhizal trees in rainforest? *New Phytologist*. 147: 401–409.
- Newman, E. I. 1988. Mycorrhizal links between plants: their functioning and ecological significance. *Advances in Ecological Research*. 18: 242–271.
- Nygren, C. M. 2008. Functional diversity in nutrient acquisition by ectomycorrhizal fungi. PhD thesis, Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala. Swedish. 56 p.
- Nygren, C. M. R., A. Rosling, U. Eberhardt, M. Karlsson, J. L. Parrent, B. D. Lindahl and F.S. Taylor. 2009. Are ectomycorrhizal fungi a single functional group?. *In: Proceedings 94 Annual ESA Meeting*. August, 2009. Albuquerque, NE. USA. s/p.
- Norvell, L. L. and R. L. Exeter. 2004. Ectomycorrhizal epigeous basidiomycete diversity in Oregon Coast Range *Pseudotsuga menziesii* forests—Preliminary observations. *In: Memoirs of The New York Botanical Garden* 89: 159–189.
- O'Dell, T., J. E. Smith, M. Castellano and D. Luoma. 1996. Diversity and conservation of forest fungi. General. Technical Report PNW-GRT-371. Forest Service. USD. Portland, OR. USA. pp 5-18.
- Ortega C., O. A. 1997. Hacia el manejo de ecosistemas forestales. *Madera y Bosques*. Vol. 3 (002): 3-11.
- Ortega-Martínez, P. and F. Martínez-Peña. 2008. A sampling method for estimating sporocarps production of wild edible mushrooms of social and economic interest. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*. 17(3), 228-237.
- Outerbridge, R. A. and J. A. Trofymow. 2009. Forest management and maintenance of ectomycorrhizae: A case study of green tree retention in south-coastal British Columbia. *BC Journal of Ecosystems and Management* 10(2):59–80.
- Outerbridge, R. A., J.A. Trofymow and A. Lalumière. 2009. Re-establishment of ectomycorrhizae from refugia bordering regenerating Douglas-fir stands on Vancouver Island. Pacific Forestry Centre, Canadian Forest Service Victoria, BC. Canada. Information Report BC-X-418. 32 p.
- Paegelow, M., M. T. Camacho O. y J. Menor T. 2003. Cadenas de Markov, evaluación multicriterio y evaluación multiobjetivo para la modelización prospectiva del paisaje. *GeoFocus*. 3: 22-44.
- Park, J. L., R. G. Linderman and C. H. Black. 1983. The role of ectomycorrhizas in drought tolerance of Douglas fir seedlings. *New Phytologist*. 95: 83-95.
- Peay, K. G., T. D. Bruns, P. G. Kennedy, S. E. Bergemann and M. Garbelotto. 2007. A strong species–area relationship for eukaryotic soil microbes: island size matters for ectomycorrhizal. *Ecology Letters*. 10: 470–480.
- Peay, K. G., P. G. Kennedy and T. D. Bruns. 2008. Fungal Community Ecology: A Hybrid Beast with a Molecular Master Spatial and temporal variability in fungal communities. *BioScience*. 58(9):799-810.
- Peay, K. G., M. Garbelotto and T. D. Bruns. 2009. Spore heat resistance plays an important role in disturbance-mediated assemblage shift of ectomycorrhizal fungi colonizing *Pinus muricata* seedlings. *Journal of Ecology*. 1-11.

- Pena, R., Ch. Offermann, J. Simon, P. S. Naumann, A. Gebler, J. H., M. Dannenmann, H. Mayer, I. Kögel-Knabner, H. Rennenberg and A. Polle. 2010. Girdling Affects Ectomycorrhizal Fungal (EMF) Diversity and Reveals Functional Differences in EMF Community Composition in a Beech Forest: Applied and Environmental Microbiology Vol. 76 No. 6: 1831-1841.
- Perea-Estrada, V. M., J. Pérez-Moreno, L. Villarreal-Ruiz, A. T. Santos, Ma. de L. de la I. de Bauer, V. M. Cetina A. y L. Tijerina Ch. 2009. Humedad edáfica, nitrógeno y hongos ectomicorrizicos comestibles en el crecimiento de pino. Rev. Fitotec. Mex. Vol. 32 (2): 93 – 102.
- Pérez-Moreno, J. and D. J. Read. 2000. Mobilization and transfer of nutrients from litter to tree seedlings via the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. New Phytologist. 145: 301-309.
- Pérez-Moreno, J. and D. J. Read. 2001. Exploitation of pollen by mycorrhizal mycelial systems with special reference to nutrient recycling in boreal forest. Proc. Roy. Soc. Lond. B. 268: 1329-1365.
- Pérez-Moreno, J. and D. J. Read. 2004. Los hongos ectomicorrizicos lazos vivientes que conectan y nutren a los árboles en la naturaleza. Interciencia 29(05): 239-247.
- Peter, M. and S. E. Ayer. 2001. Nitrogen addition in a Norway spruce stand altered macromycete sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition. New Phytologist. 149: 311-325.
- Pilz, D., J. Smith, M. P. Amaranthus, S. Alexander, R. Molina and D. Luoma, 1999. Managing the commercial harvest of the American matsutake and timber in the southern Oregon Cascade Range. J. For. 97 (2), 8–15.
- Pilz, D. and R. Molina. 2001. Commercial harvests of edible mushrooms from the forests of the Pacific Northwest United States: issues, management, and monitoring for sustainability. Forest Ecology and Management. 5593: 1-14.
- Querejeta, J. I., L. M. Egerton-Warburton and M. F. Allen. 2003. Direct nocturnal water transfer from oaks to their mycorrhizal symbionts during severe soil drying. Oecology 134: 55-64.
- Quiñonez M., M., F. Garza O., M. Sosa C., T. L. Keleng, P. Lavin M. y S. Bernal C. 2008. Índices de diversidad y similitud de hongos ectomicorrizógenos en bosques de Bocoyna, Chihuahua, México. Rev. Cienc. For. de Méx. Vol. 33 Núm. 103: 59-78.
- Read, D. J. 1990. Mycorrhizas in Ecosystems – Nature’s response to the “Law of the minimum”. In: Hawksworth, D. J. (Ed.). Frontiers in Mycology. Honorary and general lectures from the fourth International Mycological Congress. Regensburg, Germany. International Mycological Institute. CABI. Cambridge, UK. pp. 101-130.
- Read, D. J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. Experientia 47: 376-391.
- Read, D. J. 1992. The mycorrhizal mycelium. In: Allen, M. F. (Ed.). Mycorrhizal functioning and integrative plant-fungal process. Chapman and Hall. New York, NY. USA. pp. 102-133.
- Read, D. J. and J. Pérez-Moreno. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? New Phytologists 157:475-492.

- Rillig, M. C. and D. L. Mummey. 2006. Mycorrhizas and soil structure. *New Phytologist*. 171: 41-53.
- Rinaldi, A. C., O. Comandini and T. W. Kuiper. 2008. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Diversity*. 33: 1-45.
- Rodríguez T., A., B. Xoconostle C. y M. Valdés. 2004. Ecología molecular de los hongos ectomicorrízicos. *Rev. Fitotec. Mex.* 27(3): 267-278.
- Root, R. B., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37, 317–350.
- Rosling, A., R. Landeweert, B. D. Lindahl, K-H. Larsson, T. W. Kuyper, A. F. S. Taylor and R. D. Finlay. 2003. Vertical distribution of ectomycorrhizal fungal taxa in a podzol soil profile. *New Phytologist* 159: 775-783.
- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2006. Reglamento de la Ley General de Vida Silvestre. Diario Oficial de la Federación (noviembre 30, 2006), México, D.F.
- Simmard, S. W., D. A. Perry, M. D. Jones, D. D. Myrold, D. M. Durall and R. Molina. 1997. Net transfer of carbon between of ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*. 388: 579-582.
- Segundo M., R. 2007. Validación de la categoría de riesgo del complejo *Boletus edulis*, dentro de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001. Tesis profesional. Fac. de Ciencias, UNAM. México, D. F. México. 142 p.
- Six, J., H. Bossuyt, S. Degryze and Denef K. 2004. A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil and Tillage Research* 79: 7–31.
- Slot, J. C., K. N. Hallstrom, P. B. Matheny and D. S. Hibbett. 2007. Diversification of NRT2 and the origin of its fungal homolog. *Molecular Biology and Evolution* 24: 1731-1743.
- Smith, J. E., R. Molina, M. M. P. Huso, D. L. Luoma, D. McKay, M. A. Castellano, T. Lebel and Y. Valachovic. 2002. Species richness, abundance, and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation-age, and old-growth stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, U.S.A. *Can. J. Bot.* 80: 186–204
- Smith, S. E and Read, D.J. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis* (2nd edition). Academic Press Ltd, London. Uk. 605 p.
- Stendall, E. R., T. R. Horton and T. D. Bruns. 1999. Early effects of prescribed fire on the structure of the ectomycorrhizal fungus community in a Sierra Nevada ponderosa pine forest. *Mycol. Res.* 103 (10): 1353-1359.
- Taylor, A. F. S. 2002. Fungal diversity in ectomycorrhizal communities: sampling effort and species detection. *Plant and Soil* 244: 19–28.
- Taylor, D. L. and T. D. Bruns. 1999. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: minimal overlap between the mature forest and resistant propagule communities. *Molecular Ecology* 8:1837-1850.
- Tedersoo, L., T. W. May and M. E. Smith. 2009. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* 20(4):217-263.

- Theodorou, C. and G. Bowen. 1987. Germination of basidiospores of mycorrhizal fungi in the rhizosphere of *Pinus radiata* D. Don. *New Phytologist* 106, 217-223.
- Tulloss, R. E. 1997. Assessment of similarity indices for undesirable properties and a new tripartite similarity index based on costs functions. *In*: Palm, M. E. and I. E. Chapela (Eds.). *Mycology in sustainable development: Expanding concepts, vanishing borders*. Parway Publishers, Inc. Bonne, NC. USA. pp. 122-143.
- Valdés, M., J. Córdova, M. Gómez and A. Fierros M. 2003. Understorey vegetation and ectomycorrhizal sporocarp diversity response to pine regeneration methods in Oaxaca, Mexico. *Western Journal of Applied Forestry* 18: 101–108.
- Valdés, M., V. Pereda, P. Ramírez, R. Valenzuela and R. M. Pineda. 2009. The ectomycorrhizal community in a *Pinus oaxacana* forest under different silvicultural treatments. *Journal of Tropical Forest Science* 21(2): 88–97.
- Van Schöll, L., T. W. Kuyper, M. M. Smits, R. Landeweert, E. Hoffland and N. Van Breemen. 2008. Rock-eating mycorrhizas: their role in plant nutrition and biogeochemical cycles. *Plant and Soil* 303: 35-47.
- Villanueva-Jiménez, E., M. Villegas-Ríos, J. Cifuentes-Blanco y H. León-Avendaño. 2006. Diversidad del género *Amanita* en dos áreas con diferente condición silvícola en Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77: 17-22
- Villarreal R., L. 1994. Análisis ecológico-silvícola de la productividad natural de hongos comestibles silvestres en los bosques del Cofre de Perote, Veracruz. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillos, Texcoco, Edo. de Méx. México. 158 p.
- Visser, S. 1995 Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire. *New Phytologist*. 129: 389– 401.
- Wiensczyk, A. M., G. Sharmin, D. M. Durall, M. D. Jones and S. W. Simard. 2002. Ectomycorrhizae and forestry in British Columbia: A summary of current research and conservation strategies. *B.C. Journal of Ecosystems and Management* Volume 2. Number 1. 20 p.
- Wright, D. P., J. D. Scholes, D. J. Read and S. A. Rolfe. 2000 Changes in carbon allocation and expression of carbon transporter genes in *Betula pendula* Roth. colonized by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* (Batsch) Fr. *Plant Cell Environ.* 23:39-49.
- Wright, E., M. Jones, D. Durall, M. Kranabetter, T. Wile and P. Kroeger. 1997. The effects of timber harvesting of mushrooms and mycorrhizae of the Date Creek Research Forest. *Forest Service British Columbia*. Prince Rupert, BC.USA. Extension Enote No. 25. 5 p.
- Wright, J. P., S. Naeem, H. A. Lehman, C. Reich, P. B. Schmid and D. Tilman. 2006. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters* 9: 111–120.
- Yu-Ping Sun, T. Unestam, S. D. Lucas, K. J. Johanson, L. Kenne and R. Finlay. 1999. Exudation-reabsorption in a mycorrhizal fungus, the dynamic interface for interaction with soil and soil microorganisms. *Mycorrhiza* 9:137-144

- Zamora-Martínez, M. C. 1994. Guía tecnológica para la recolecta y propagación del hongo blanco de ocote (*Tricholoma magnivelare* (Peck) Redhead). Guía Tecnológica No. 3. CENID-COMEF, INIFAP/SARH. México, D.F. México. 28 p.
- Zamora-Martínez, M. C. 2008. Los hongos silvestres comestibles. *In*: Guerra De La C., V. y C. Mallén R. (Comp.). Tlaxcala sus recursos forestales: conservación, aprovechamiento y bases para su manejo sustentable. Libro Técnico Núm. 4. INIFAP-CENID-COMEF. México, D. F. México. pp. 152-168.
- Zamora-Martínez, M. C. and C. Nieto de Pascual-Pola. 1995. Natural production of wild edible mushrooms in the southwestern rural territory of Mexico City, Mexico. *Forest Ecology and Management* 72:13-20.
- Zamora-Martínez, M. C., D. Reygadas, L. Zamora-Martínez, F. Moreno, G. Alvarado y J. Domínguez. 1999. Distribución conocida y potencial de 48 especies de hongos comestibles silvestres de la región central del país. Informe final proyecto No. J064. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México, D. F. México. 31 p.
- Zamora-Martínez, M. C. and C. Nieto de Pascual P. 2004. Studies of *Tricholoma magnivelare* in Mexico. *Micología Aplicada Internacional*. 16 (1): 13-23.
- Zamora-Martínez, M. C., E. Velasco B., R. Quero, L. I. Zamora-Martínez. 2006. Distribución potencial de 16 especies de hongos silvestres comestibles en Oaxaca. *In*: Memorias del IX Congreso Nacional de Micología. Sociedad Mexicana de Micología. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, Baja California, México. s/p.
- Zamora-Martínez, M. C. y E. Velasco B. 2008. Ecuación para estimar la producción de hongos silvestres comestibles a partir de variables dasométricas. *In*: Reporte anual de investigación e innovación tecnológica. 2007. SAGARPA. INIFAP. México, D.F. México, pp. 99-100.
- Zamora-Martínez, M. C., E. Velasco B., A. González H., C. Nieto de Pascual P., F. Moreno S., M. E. Romero S. y A. Flores G. 2009. Modelos Predictivos para la Producción de Productos Forestales No Maderables: Hongos. Manual Técnico Núm. 1. CENID-COMEF. INIFAP, México, D.F. México. 58 p.
- Zhu, H., D. Guo and B. P. Dancik. 1990. Purification and characterization of an extracellular acid proteinase from the ectomycorrhizal fungus, *Hebeloma crustuliniforme*. *Applied and Environmental Microbiology* 56: 837-743.
- Zhou, Z. and T. Hogetsu, 2002. Subterranean community structure of ectomycorrhizal fungi under *Suillus grevillei* sporocarps in a *Larix kaempferi* forest. *New Phytologist* 154: 529–539.