



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS
AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE EDAFOLOGÍA

**BIOTECNOLOGÍA, ETNOMICOLOGÍA Y MESOFAUNA
ASOCIADA CON HONGOS ECTOMICORRÍZICOS
COMESTIBLES EN LA MIXTECA OAXAQUEÑA**

FAUSTINO HERNÁNDEZ SANTIAGO

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2016

La presente tesis titulada: **"BIOTECNOLOGÍA, ETNOMICOLOGÍA Y MESOFAUNA ASOCIADA CON HONGOS ECTOMICORRÍZICOS COMESTIBLES EN LA MIXTECA OAXAQUEÑA"** realizada por el alumno: **FAUSTINO HERNÁNDEZ SANTIAGO**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS

EDAFOLOGIA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO


Dr. Jesús Pérez Moreno

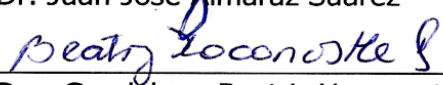
ASESOR


Dr. Enrique Ojeda Trejo

ASESOR


Dr. Juan José Almaraz Suárez

ASESOR


Dra. Guadalupe Beatriz Xoconostle Cázares

ASESOR


Dr. Gerardo Mata Montes de Oca

ASESOR


Dra. Irma Díaz Aguilar

Montecillo, Texcoco, Estado de México, febrero 2016

**Esta tesis formó parte del Proyecto CONACyT 2014-
Proyectos de Desarrollo Científico para atender
Problemas Nacionales 246674 “*Biotecnologías de los
hongos comestibles ectomicorrízicos y su impacto en la
mitigación del cambio climático y desarrollo forestal
sustentable*”, al cual se agradece su apoyo.**





Dedico esta tesis a la memoria de mi madre,

Sra. Epifania Santiago Pérez †

el ser más maravilloso que la vida me ha dado a conocer.

"Mamá sé que ahora estás en un lugar glorioso y que ahí no existen males que te aquejen.

Aquí todos te extrañamos pero en nuestros corazones una parte de ti siempre ha de perdurar".



Niquitoal Yu´u jikanl Yo lo pregunto

¿Cuix oc nelli nemohua in tlalticpac?

An nochipa tlalticpac: zan achica ya nican.

Tel ca chalchihuitl no xamani, no teocuitlatl in tlapani,

no quetzalli poztequi. An nochipa tlalticpac: zan achica ye nican.



¿Nu ndisa ntekuo nt+ yo´o nuu ñu´u?

Atu kue´e ntekuo nuu ñu´u: kue di´i´a.

Kuee kuu yuu kuii tna´nu, kuee kuu kaan kuaan kuechi,

Kuee kuu tnumi t+daa ii kuechi.

Atu kue´e nuu ñu´u: kue di´i´a.



¿Acaso deveras se vive con raíz en la tierra?

No para siempre en la tierra: sólo un poco aquí.

Aunque sea de jade se quiebra, aunque sea de oro se rompe,

aunque sea plumaje de quetzal se desgarrá.

No para siempre en la tierra: sólo un poco aquí.

Acolmiztli Netzahualcoyotl

AGRADECIMIENTOS

A los millones de mexicanos(as) que pagan impuestos, quienes, a través del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y al Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología (COMECyT), han financiado los estudios de posgrado y el escrito de la presente Tesis.

Al Colegio de Postgraduados, en especial al posgrado de Edafología y al Área de Microbiología de Suelos, y a cada uno de los académicos que lo conforman, por las enseñanzas recibidas que contribuyeron a mi formación profesional.

Al Dr. Jesús Pérez Moreno, por aceptar dirigir la presente investigación y ser mi Consejero, compartir sus conocimientos sobre el fascinante mundo de las ectomicorrizas, su amistad, confianza y apoyo incondicional para culminar la presente tesis.

Al Dr. Enrique Ojeda Trejo, por compartir sus conocimientos y su asesoría académica, además de brindarme su confianza y amistad en este proceso de formación profesional.

Al Dr. Juan José Almaraz Suárez, por compartir sus conocimientos, asesoría académica y apoyo financiero parcial del proyecto CONACyT-213059. Además de brindarme su confianza y amistad en este proceso de formación profesional.

A la Dra. Beatriz Xoconostle Cázarez, por su asesoría académica y facilidades brindadas para la fase de identificación molecular de las ectomicorrizas en el Laboratorio de Biología Molecular del CINVESTAV-IPN.

Al Dr. Gerardo Mata Montes de Oca, por su asesoría académica, brindarme su confianza y amistad en esta etapa de formación profesional.

A la Dra. Irma Díaz Aguilar, por su asesoría académica, compartir sus amplios conocimientos sobre la mesofauna edáfica, así como su amistad y palabras de aliento recibidas durante los momentos difíciles.

Al Dr. Ronald Ferrera Cerrato, Dr. Alejandro Alarcón, Dr. Julián Delgadillo y M. C. María E. Lara, por sus enseñanzas como académicos del Área de Microbiología de Suelos. Así como, las facilidades otorgadas para el uso de material y equipo en los laboratorios del área y su amistad.

Al Dr. Diego F. Gutiérrez Galeano y M. C. José Abrahán Ramírez Pool por su asesoría y apoyo durante mi estancia en el Laboratorio de Biología Molecular del CINVESTAV-IPN.

A la Dra. Magdalena Martínez Reyes, por compartir sus conocimientos y apoyo incondicional durante esta etapa de mi vida profesional.

Al personal del laboratorio del Área de Microbiología por su apoyo.

Al personal administrativo, en especial a Ma. Del Rosario Galicia, Remedios, Montserrat y la M.C. Karla Medrano por su disposición y apoyo durante mi estancia en el Posgrado.

¡Ni taxaixin!

¡Muchas gracias!



DEDICATORIA

A Dios por permitirme el amor, serenidad y discernimiento necesarios para conducirme en la vida que me ha concedido hasta el momento.

*A mi padre, **Sr. Domingo Hernández Zúñiga**, porque desde pequeño ha sido para mi un hombre grande y maravilloso, y que siempre he admirado. Papá, sé que ha enfrentado grandes desafíos y que la vida no siempre le sonrió pero admiro la fuerza que le motiva a seguir adelante y darme el mejor ejemplo de superación.*

*A mi segunda madre, **Sra. Eusebia Hernández Zúñiga**, quien gracias a su cariño, guía e invaluable apoyo, he logrado superarme cada día.*

*A mis hermanos, **Alejandro, Jesús, Lucio, Juan, Rodolfo, Germán, María, Francisca y Fabián**, así como a su familia, por los gratos momentos y apoyo incondicional.*

*A mis sobrinos, especialmente a **Rosaura, Obdulia, José y Brayán**, quienes a pesar de su corta edad me acompañaron durante los muestreos y recorridos de campo.*

*Al **Dr. Jesús Pérez Moreno** y a la **Dra. Cristina Arteaga León**, por brindarme su confianza, amistad, sabios consejos, apoyo incondicional y por tener siempre las palabras de aliento durante las situaciones difíciles que pasé durante esta última etapa del Doctorado.*

*A la gente de las comunidades rurales de mi querido México, en especial a mi gente **ñuu savi** (gente de la lluvia) de Oaxaca, por ser guardianes del conocimiento tradicional y compartirlo para su preservación.*

A la **Dra. Magdalena Martínez Reyes** y a la **M.C. Cristina Heredia Acuña** por su amistad, apoyarme en los momentos difíciles y, recibir siempre palabras de aliento cuando quería rendirme. Asimismo, por los gratos momentos durante mi estancia en el Colegio de Postgraduados.

Sin duda, son muchas las personas, entrañables los recuerdos en estos años de un caminar arduo de crecimiento profesional y personal al alcanzar una meta más en la vida, por lo que también dedico este logro a mis amigos y compañeros del Colegio de Postgraduados: **Apolinar, Patricia, Cony, Alfonso, Azareel, Deysi, Alicia, Karlita, Eliseete, Vivian, Brigsania, Itzel, Guadalupe, Ángeles, Rosario, Miriam, José Luis, Anaitzi, Uzziel, Virginia, Abigail, Karina, Erick, Araceli, Alejandro, Yadira, Gilberto, Vicente, Julia, Nicolás, Rigoberto, Eucario, Lucio** y aquellos que sin querer no mencioné.

Sinceramente,

Faustino Hernández Santiago



**BIOTECNOLOGÍA, ETNOMICOLOGÍA Y MESOFAUNA ASOCIADA CON
HONGOS ECTOMICORRÍZICOS COMESTIBLES EN LA MIXTECA
OAXAQUEÑA**

Faustino Hernández Santiago, Dr.

Colegio de Postgraduados, 2016

RESUMEN

Dentro de los componentes de mayor relevancia en la estructura y funcionamiento de la biota del suelo de los ecosistemas terrestres, se encuentran los hongos y la mesofauna. En México, el cual posee una enorme riqueza biológica y cultural, los hongos han sido utilizados como alimento, medicina y poseen importancia lúdica y religiosa-ceremonial. Los hongos ectomicorrízicos, dentro de los cuales se incluyen especies comestibles (HEC), promueven el crecimiento, la transferencia nutrimental y la supervivencia en campo de árboles de importancia forestal. En el presente trabajo se estudió: i) el efecto de la inoculación del HEC *Laccaria trichodermophora* en el crecimiento y contenido nutrimental de *Pinus oaxacana* y *Quercus castanea*; ii) la etnomicología en cuatro comunidades de la Mixteca Oaxaqueña, bajo un enfoque cualitativo, observación participante, visitas y entrevistas con informantes clave; y iii) la interacción de la mesofauna edáfica con HEC recolectados en cronosecuencias de *Q. magnoliifolia*. Como resultado de la inoculación ectomicorrízica, existió un efecto benéfico en el crecimiento, porcentaje de colonización micorrízica (>70%), y contenido de macro y micronutrientes en plantas inoculadas de las especies forestales evaluadas. Con técnicas moleculares se confirmó la identificación del micobionte en el inóculo y en las ectomicorrizas. En relación al estudio etnomicológico del grupo mixteco, se identificaron 130 especies de hongos silvestres, de los cuales 79 son comestibles, 93 son ectomicorrízicos, seis tienen uso lúdico, 22 son tóxicas y 28 tienen potencial farmacológico. Con respecto a la mesofauna asociada con los HEC, se observó una mayor abundancia de la clase Collembola (97.91%), orden Poduromorpha (96.06%) y morfoespecies de la familia Hypogastruridae (87.5%), quienes tienen preferencias alimenticias por *Russula mexicana*. El conocimiento generado es de gran interés, debido a los procesos de transculturación existentes en la región, así como a las propiedades alimenticias y medicinales, creciente valoración comercial, enorme importancia ecológica y gran potencial biotecnológico del recurso micológico.

Palabras clave: *Pinus oaxacana*, *Quercus castanea*, *Laccaria trichodermophora*, Collembola, Poduromorpha.

**BIOTECHNOLOGY, ETHNOMICODOLOGY AND MESOFAUNA ASSOCIATED
WITH EDIBLE ECTOMYCORRHIZAL FUNGI FROM THE MIXTEC REGION IN
OAXACA**

Faustino Hernández Santiago, Dr.

Colegio de Postgraduados, 2016

ABSTRACT

Fungal and mesofaunal components are among the most important in the structure and functioning of soil biota in terrestrial ecosystems. In Mexico, which holds large biological and cultural richness, fungi have been used as food, medicine and they have ludic and religious-ceremonial importance. The ectomycorrhizal fungi, including edible species (EEF), promote growth, nutrient transfer and field survival of plant species of trees of forest importance. In this paper we studied: i) the effect on growth and nutrient content of the inoculation of *Pinus oaxacana* and *Quercus castanea* with EEF species *Laccaria trichodermophora*; ii) the ethnomycology in four communities from the Mixtec region of Oaxaca state, by using a qualitative approach, participant observation, visits and interviews with key informants; and iii) the interaction between the mesofauna with EEF collected in chronosequences of *Q. magnoliifolia*. As a result of ectomycorrhizal inoculation, there was a beneficial effect on growth, mycorrhizal colonization percentage (>70%), and macro and micronutrient content in the evaluated inoculated forest plant species. With molecular techniques the identification of the micobiont in the inoculum and ectomycorrhizas was confirmed. In relation to the ethnomycological study of the Mixtec people, 130 species of wild mushrooms were identified. Of these, 79 are edible, 93 are ectomycorrhizal, six have a ludic use, 22 are toxic and 28 have pharmacological potential. Regarding the mesofauna associated with the EEF, a greater abundance of class Collembola (97.91%), order Poduromorpha (96.06%) and morphospecies of Hypogastruridae family (87.5%) were recorded and they have feeding preferences for *Russula mexicana*. The knowledge generated is of great interest due to acculturation processes existing in the region, as well as the nutritional and medicinal properties, increasing commercial valuation, enormous ecological importance and great biotechnological potential of mycological resources.

Keywords: *Pinus oaxacana*, *Quercus castanea*, *Laccaria trichodermophora*, Collembola, Poduromorpha.

CONTENIDO

	Página
AGRADECIMIENTOS	i
DEDICATORIA	iii
RESUMEN	v
ABSTRACT	vi
CONTENIDO	vii
LISTA DE CUADROS	xi
LISTA DE FIGURAS	xii
CAPITULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1 LITERATURA CITADA	6
CAPITULO II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	9
2.1 Objetivo General	9
2.2 Objetivos particulares	9
2.3 Hipótesis particulares.....	10
CAPITULO III. USO BIOTECNOLÓGICO DE <i>Laccaria trichodermophora</i> G. M. Muell. EN <i>Pinus oaxacana</i> Mirov. Y <i>Quercus castanea</i> Née	11
3.1 RESUMEN	11
3.2 INTRODUCCIÓN	12
3.3 MATERIALES Y MÉTODOS	17
3.3.1 Material vegetal e inóculo	17
3.3.2 Establecimiento del experimento	18
3.3.3 Diseño experimental y variables evaluadas.....	19
3.3.3.1 Colonización ectomicorrízica	19
3.3.3.2 Crecimiento vegetal	20
3.3.3.3 Caracterización morfológica y molecular de la ectomicorriza de <i>Laccaria trichodermophora</i>	20
3.3.3.4 Análisis de macro y micronutrientes en tejido vegetal	21
3.3.4 Análisis estadístico	22
3.4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	22

3.4.1 Colonización ectomicorrízica	22
3.4.2 Crecimiento vegetal	22
3.4.3 Caracterización macro, micromorfológica y molecular de la ectomicorriza de <i>Laccaria trichodermophora</i>	25
3.4.4 Contenido de nutrientes en el tejido vegetal	30
3.5 CONCLUSIONES	39
3.6 LITERATURA CITADA	40
CAPITULO IV. CONOCIMIENTO TRADICIONAL Y USO DE LOS HONGOS SILVESTRES EN EL GRUPO MIXTECO DE OAXACA, MÉXICO	50
4.1 RESUMEN	50
4.2 INTRODUCCIÓN	51
4.3 MATERIALES Y MÉTODOS	54
4.3.1 Área de estudio.....	54
4.3.2 Trabajo etnomicológico.....	56
4.4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	58
4.4.1 Usos de los hongos	63
4.4.1.1 Hongos comestibles	65
4.4.1.2 Uso lúdico.....	74
4.4.1.3 Hongos alucinógenos.	75
4.4.2 Hongos tóxicos.	76
4.4.3 Ecología, patrones fenológicos y grupos tróficos de los hongos silvestres	78
4.4.4 Micofagia por fauna silvestre.	87
4.4.5 Trasmisión del conocimiento micológico.....	88
4.4.6 Hongos con potencial farmacológico	89
4.4.7 Comercialización y uso potencial de aprovechamiento sostenible de los hongos silvestres	90
4.5. CONCLUSIONES	95
4.6 LITERATURA CITADA	96

CAPITULO V. INTERACCIÓN DE LA MESOFAUNA DEL SUELO (ACARI Y COLLEMBOLA) CON LOS HONGOS ECTOMICORRÍZICOS COMESTIBLES SILVESTRES	109
5.1 RESUMEN	109
5.2 INTRODUCCIÓN	110
5.2.1 Clasificación de la fauna edáfica	113
5.2.2 Generalidades de la Subclase Acari.....	116
5.2.2.1 Hábitat y distribución	118
5.2.2.2 Taxonomía.....	119
5.2.3 Generalidades de la Clase Collembola.....	124
5.2.3.1 Taxonomía.....	126
5.2.3.2 Hábitat, distribución, ecología y alimentación	128
5.2.4 Interacción de Acari y Collembola con hongos ectomicorrízicos (HEC).....	131
5.2.4.1 Evolución de Acari, Collembola y hongos ectomicorrízicos (HEC). 131	
5.2.4.2. Estudios sobre la interacción de Acari y Collembola con macromicetos	133
5.2.4.3 Ecología de la Interacción de la mesofauna (Acari y Collembola) con HEC	136
5.2.4.4 Interacción de los Collembola con esporomas de HEC.....	137
5.2.4.5 Interacción de los Acari con esporomas de HEC.....	139
5.2.5 Presencia de compuestos bioactivos en HEC como respuesta al forrajeo de la mesofauna	143
5.3 MATERIALES Y MÉTODOS	146
5.3.1 Área de estudio.....	146
5.3.2 Sitios de muestreo de esporomas de HEC y estructura de la vegetación	148
5.3.3 Muestreo de esporomas de HEC y mesofauna presente	149
5.3.3.1 Extracción y aclarado de ácaros y colémbolos presentes en los esporomas.....	150
5.3.3.2 Montaje de ácaros y colémbolos presentes en los esporomas.....	151

5.3.4 Identificación taxonómica de esporomas y especímenes de ácaros y colémbolos presentes.....	151
5.3.5 Análisis de datos.....	152
5.4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	153
5.4.1 Estructura de la vegetación y análisis físico y químico del suelo en los sitios de muestreo.....	153
5.4.2 Diversidad y patrón fenológico de los HEC recolectados	155
5.4.3 Riqueza y abundancia de los ácaros y colémbolos en esporomas de HEC.	158
5.4.3.1 Presencia de compuestos bioactivos y/o estructuras micromorfológicas en HEC como respuesta al forrajeo de la mesofauna....	165
5.4.4 Presencia de ácaros y colémbolos en esporomas de HEC con respecto a los factores climáticos.....	169
5.4.5. Presencia de ácaros y colémbolos en esporomas de HEC con respecto a los sitios de muestreo.	171
5.4.6 El impacto de los colémbolos y ácaros en la comercialización de los HEC silvestres.....	173
5.5 CONCLUSIONES	176
5.6 LITERATURA CITADA	177
CAPITULO VI. CONCLUSIONES GENERALES	198

LISTA DE CUADROS

	Página
Cuadro 3.1. Porcentaje de raíces cortas vivas y muertas en plantas de dos especies forestales inoculadas o no con <i>L. trichodermophora</i> en tres profundidades del cepellón, 390 días después de la inoculación.....	24
Cuadro 3.2. Altura, diámetro del tallo y peso seco en dos especies forestales inoculadas o no con <i>L. trichodermophora</i> 390 días después de la siembra.....	26
Cuadro 3.3. Contenido de macronutrientes en el tejido vegetal de dos especies forestales inoculadas o no con <i>L. trichodermophora</i> , 390 días después de la siembra.....	33
Cuadro 3.4. Contenido de micronutrientes en el tejido vegetal de dos especies forestales inoculadas o no con <i>L. trichodermophora</i> , 390 días después de la siembra.....	38
Cuadro 4.1. Clasificación de los seres vivos por los mixtecos de Santa Catarina Estetla, Oaxaca.....	62
Cuadro 4.2. Términos genéricos relacionados con los hongos citados en diversos diccionarios mixtecos y regiones geográficas de las variantes lingüísticas en el estado de Oaxaca.....	64
Cuadro 4.3. Especies de hongos silvestres comestibles en las comunidades de estudio.....	66
Cuadro 4.4. Especies de hongos silvestres identificados en las comunidades de estudio de la Mixteca Oaxaqueña.....	80
Cuadro 5.1. Localización de los sitios de muestreo o cronosecuencias de <i>Q. magnoliifolia</i> en Santa Catarina Estetla, Oaxaca.....	148
Cuadro 5.2. Análisis físico y químico del suelo en los sitios de muestreo o cronosecuencias de <i>Q. magnoliifolia</i>	155
Cuadro 5.3. Número de individuos totales de colémbolos y ácaros presentes en esporomas de HEC durante los meses de muestreo.....	170

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1.1. Esquema de la marcha metodológica seguida en el presente trabajo.....	5
Figura 3.1. Detalle de conos, escamas y rama de <i>Pinus oaxacana</i> Mirov.....	15
Figura 3.2. <i>Quercus castanea</i> : A) rama, B) fruto, C) tricoma, D) hojas, E) inflorescencia.....	16
Figura 3.3. Ectomicorrización de <i>Pinus oaxacana</i> con <i>Laccaria trichodermophora</i>	27
Figura 3.4. Ectomicorrización de <i>Quercus castanea</i> con <i>Laccaria trichodermophora</i>	29
Figura 4.1. Localización del área de estudio.....	55
Figura 4.2. Estructura de los hongos Agaricales y Bolétales distinguidas por la gente de Santa Catarina Estetla (1), San Juan Yuta (2) y Chalcatongo (3), en la Mixteca Alta, Oaxaca, México.....	61
Figura 4.3. Hongos comestibles en Santa Catarina Estetla y San Juan Yuta, Oaxaca.....	68
Figura 4.4. a) y b) Indumentaria de la Mixteca Alta Oriental del estado de Oaxaca; c), d) y e) recolecta de hongos silvestres comestibles por la población de las comunidades estudiadas; f) comercialización de <i>A. aff. jacksonii</i> en el Mercado de Abastos de la ciudad de Oaxaca, México.....	69
Figura 4.5. Formas de preparar los hongos silvestres para consumo.....	72
Figura 5.1. Edades aproximadas de los linajes de ácaros, colémbolos y hongos de acuerdo con evidencia fósil y filogenias moleculares.....	132
Figura 5.2. Ecología de la fauna edáfica e interacción con los HEC.....	137
Figura 5.3. Localización del área de estudio.....	147
Figura 5.4. Gráfica ombrotérmica de la región de estudio.....	149

Figura 5.5. Estructura de la vegetación presente en las cronosecuencias de <i>Q. magnoliifolia</i>	154
Figura 5.6. Especies de HEC recolectados en cronosecuencias de <i>Q. magnoliifolia</i>	156
Figura 5.7. Número de esporomas de HEC por muestreo en cronosecuencias de <i>Q. magnoliifolia</i>	158
Figura 5.8. Diversidad de grupos de ácaros y colémbolos en esporomas de HEC.....	159
Figura 5.9. Extracción y grupos de ácaros y colémbolos presentes en HEC.....	160
Figura 5.10. Presencia de hifas y esporas de HEC en ácaros y colémbolos.....	164
Figura 5.11. Estimación de riqueza de órdenes y subórdenes de colémbolos y ácaros encontrados en esporomas de HEC utilizando curvas de rarefacción.....	165
Figura 5.12. Número de individuos totales de Collembola y Acari por especie de HEC.....	166
Figura 5.13. Número de individuos totales de Collembola y Acari por especie de HEC y época de muestreo.....	171
Figura 5.14. Número de individuos totales de colémbolos y ácaros presentes en esporomas de HEC en las cronosecuencias de <i>Q. magnoliifolia</i>	173

CAPITULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

México se considera un país megadiverso ya que cuenta con aproximadamente 10% de la diversidad terrestre del planeta (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008). Guzmán (2008) consideró que existen más de 200 000 especies de hongos, de las cuales sólo se conocen alrededor de 4%. Adicionalmente, el país es una nación pluricultural, con más de 60 grupos étnicos (Navarrete, 2008), los cuales tienen su propia lengua, cosmovisión y manejo de sus recursos naturales. El conocimiento tradicional es considerado como el conjunto de saberes y prácticas generadas, seleccionadas y acumuladas colectivamente a lo largo del tiempo que se guardan en la memoria y se transmiten de generación en generación (Luna-Morales, 2002). Dicho conocimiento, es la base para el aprovechamiento de los hongos (Garibay-Orijel *et al.*, 2010) y constituye un elemento de suma importancia cultural, social y económica, vinculado a la conservación y gestión sostenible de los bosques (Pérez-Moreno *et al.*, 2008; Garibay-Orijel *et al.*, 2009).

El suelo es un ecosistema vivo, complejo y dinámico, en el que se desarrollan procesos vitales para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres. En él se llevan a cabo la descomposición de la materia orgánica y el ciclo de nutrientes que son controlados, principalmente, por la actividad biológica (Fragoso *et al.*, 2001). La descomposición de la materia orgánica, que ocurre principalmente por actividad enzimática de hongos y bacterias, en gran parte es realizada por ácaros, milpiés,

lombrices de tierra y termitas, los cuales trituran los residuos de plantas y animales, y dispersan los propágulos microbianos, de ahí que se les denomine “descomponedores o transformadores de hojarasca”. En el ciclo de los nutrientes, estrechamente asociado con la descomposición de la materia orgánica, los microorganismos, incluyendo los microartrópodos (ácaros y colémbolos), son mediadores de la mayor parte de las transformaciones. Algunos de estos microorganismos, pueden incrementar la cantidad y eficiencia de la absorción de nutrientes por la vegetación, mediante la formación de asociaciones simbióticas como las micorrizas y la fijación de N_2 en nódulos de raíces (Swift *et al.*, 2012).

Las micorrizas son asociaciones simbióticas entre hifas de diversos taxa de hongos y las raíces de aproximadamente 95% de las especies de plantas terrestres (Brundrett, 2009). Particularmente, Los hongos ectomicorrízicos, a través de sus hifas asociadas originan diversos efectos benéficos a las plantas o fitobiontes, entre ellos la absorción de nutrimentos orgánicos e inorgánicos, principalmente nitrógeno (N) y fósforo (P), y en retribución, los hongos reciben carbono (Read y Pérez-Moreno, 2003; Smith y Read, 2008).

La relación animal-hongo más frecuente en la naturaleza es el uso de los hongos como fuente de alimento (Palacios-Vargas y Gómez-Anaya, 1994). Una parte importante de la dieta de los grupos más relevantes de la fauna edáfica, entre ellos los colémbolos y ácaros, lo conforman las hifas y esporas de una gran diversidad de hongos inferiores y superiores (Christiansen, 1964). La fauna edáfica cumple funciones como vectores de esporas, descomponedores del esporoma, reguladores de las poblaciones que cohabitan en ese microhábitat (Okabe, 1999),

y pueden ser indicadores de las condiciones del suelo y del ecosistema, ya que son sensibles a las perturbaciones por sus características biológicas únicas (Gulvik, 2007; Walter y Proctor, 2013).

En la actualidad, uno de los problemas más serios que enfrenta la humanidad es el cambio climático global originado por diversos factores antropocéntricos, entre ellos la masiva deforestación y los incendios forestales. La deforestación es una problemática que ha enfrentado de manera constante nuestro país, de tal forma que del 2005 al 2010 se perdieron 775 mil hectáreas de bosques y selvas a lo largo del territorio nacional (GRF, 2010). La superficie siniestrada por incendios forestales entre 1991 y 2013, fue de alrededor de 281 mil hectáreas promedio anual. Asimismo, en las zonas forestales del país, en el periodo 1990-2012, el promedio de la superficie afectada anualmente por plagas y enfermedades forestales fue de 43 551 hectáreas (SEMARNAT, 2013). Sin embargo, la reforestación es un tema complejo, que incluye diversas limitaciones técnicas, entre las que se incluye una baja tasa de supervivencia de las plantas en campo. Una de las razones que explica la baja supervivencia, es la falta de simbiosis ectomicorrízicas en las raíces de la mayoría de las especies forestales producidas en vivero, cuya presencia es obligada cuando crecen en condiciones naturales (Pérez-Moreno y Martínez-Reyes, 2014). El presente estudio se desarrolló con la finalidad de contribuir a la generación de conocimiento relacionado con aspectos básicos y aplicados de la biotecnología de la simbiosis ectomicorrízica en *Pinus oaxacana* y *Quercus castanea*, con el desarrollo etnomicológico en México, y con la ecología, específicamente con la interacción de la mesofauna edáfica con los

hongos ectomicorrízicos comestibles. El documento se divide en tres capítulos. En el primer capítulo se evaluó la influencia de la colonización ectomicorrízica con una especie de hongo comestible en el crecimiento y contenido nutrimental de *Pinus oaxacana* y *Quercus castanea*. En el segundo se reporta el conocimiento tradicional y uso de los hongos silvestres en el grupo mixteco del estado de Oaxaca, siendo el primer trabajo etnomicológico para este grupo étnico. Finalmente, en el tercer capítulo se expone la interacción y la identificación de órdenes y subórdenes de la mesofauna edáfica asociada, particularmente ácaros y colémbolos, con los hongos ectomicorrízicos comestibles en cronosecuencias de *Q. magnoliifolia* de la comunidad de Santa Catarina Estetla, en la región Mixteca del estado de Oaxaca. La marcha metodológica seguida en la presente investigación fue la presentada en la Figura 1.1.

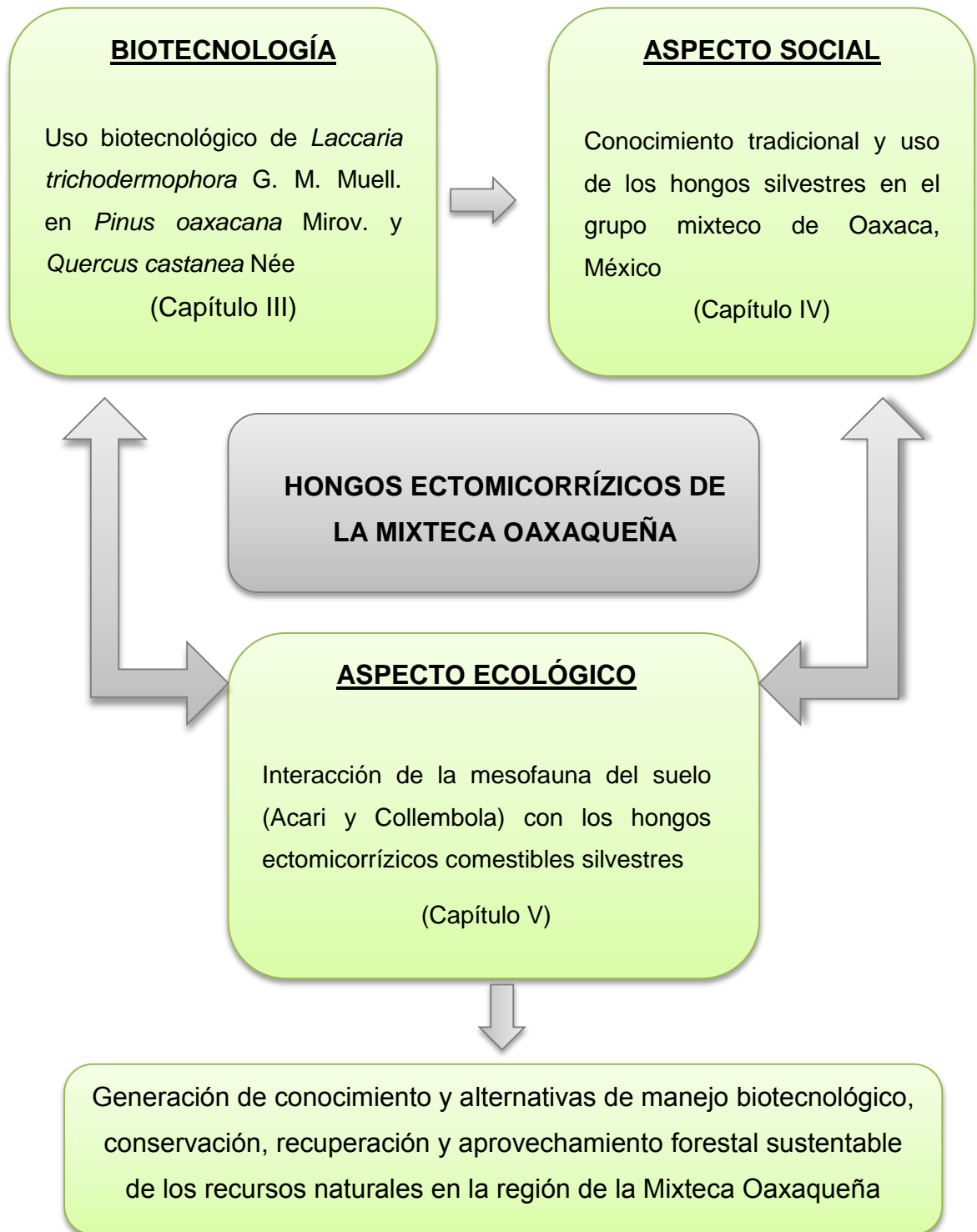


Figura 1.1. Esquema de la marcha metodológica seguida en el presente trabajo. En la parte central del esquema (en color gris) se muestra el objeto de estudio y en los cuadros de color verde los enfoques seguidos.

1.1 LITERATURA CITADA

- 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 and Soil* 320: 37-77.
- Christiansen, K., A. 1964. Bionomics of Collembola. *Ann. Rev. Entomol.* 9: 147-178.
- Fragoso, C., P. Reyes-Castillo, and P. Rojas. 2001. La importancia de la biota edáfica en México. *Acta Zool. Mex.* 1: 1-10.
- Garibay-Orijel, R., F. Ruan-Soto, F., y E. Estrada-Martínez. 2010. El conocimiento micológico tradicional, motor para el desarrollo del aprovechamiento de los hongos comestibles y medicinales. *In: Martínez-Carrera, D. (ed), Hacia un desarrollo sostenible del sistema de producción-consumo de los hongos comestibles y medicinales en Latinoamérica: avances y perspectivas en el siglo XXI, Red Latinoamericana de Hongos Comestibles y Medicinales, México, D.F. pp: 243-270.*
- Garibay-Orijel, R., J. Cordova, J. Cifuentes, R. Valenzuela, A. Estrada, and A. Kong. 2009. Integrating wild mushrooms use into a model of sustainable management for indigenous community forests. *Forest Ecol. Manag.* 258:122-131.
- GFR. 2010. Global Forest Resources Assessment 2010. Main report, FAO Forestry Paper 163, Rome.
- Gulvik, M. 2007. Mites (Acari) as indicators of soil biodiversity and land use monitoring: a review. *Pol. J. Ecol.* 55: 415-440.
- Guzmán, G. 2008. Análisis de los estudios sobre los Macromycetes de México. *Rev. Mex. Micol.* 28: 7-15.
- Llorente-Bousquets, J., and S. Ocegueda. 2008. Estado del conocimiento de la biota. *In: Soberanes, J., G. Halfter, and J. Llorente-Bousquets (eds). Capital*

- natural de México: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México D.F. pp: 283-322.
- Luna-Morales, C. 2002. Ciencia, conocimiento tradicional y etnobotánica. *Etnobiología* 2: 120-135.
- Navarrete L., F. 2008. Los pueblos indígenas de México. CDI, México D.F. 141 p.
- Okabe, K. 1999. Vectoring of *Hypocreia nigricans* (Hypocreales: Hypocreaceae) by three fungivorous mite species (Acari: Acaridae). *Exp. Appl. Acarol.* 23: 653-658.
- Stoll, O. 1886-1893. Arachnida-Acaridea. *Biologia Centrali-Americana*. University of California. 54 p.
- Palacios-Vargas, J., G., and M. Vidal-Acosta. 1994. Nuevas especies de *Friesea* (Collembola: Neanuridae) de reservas biológicas de México. *Southwest. Entomol.* 19: 291-291.
- Pérez-Moreno, J., and M. Martínez-Reyes. 2014. Edible Ectomycorrhizal Mushrooms: Biofactories for Sustainable Development. *In: Guevara-González, R., and I. Torres-Pacheco (eds). Biosystems Engineering: Biofactories for Food Production in the Century XXI*. Springer International Publishing. pp: 151-233.
- Pérez-Moreno, J., M. Martínez-Reyes, A. Yescas-Pérez, A. Delgado-Alvarado, and B. Xoconostle-Cázares. 2008. Wild Mushroom markets in Central Mexico and a case study at Ozumba. *Econ. Bot.* 62: 425-436.
- Read, D., J., and J. Pérez-Moreno. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems-a journey towards relevance?. *New Phytol.* 157: 475-492.
- SEMARNAT. 2013. Ecosistemas terrestres. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F. http://apps1.semarnat.gob.mx/dgeia/informe_resumen14/.html. 2 de diciembre de 2015.

Smith, S., and D. Read. 2008. Mycorrhizal symbiosis. Third edition. Elsevier press. 814 p.

Swift M., J., D. Bignell E., F. Moreira M., y E. Huising J. 2012. El inventario de la biodiversidad biológica del suelo: conceptos y guía general. *In*: Moreira F., E. Huising J. y D. Bignell E. (eds). Manual de biología de suelos tropicales. Instituto Nacional de Ecología. México, D. F. pp: 29-52.

Swift, M., J., O. W. Heal, and J. M. Anderson. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. University of California Press. 372 p.

Walter, D., E. and H. Proctor, C. 2013. Mites: ecology, evolution, and behaviour. 2a. ed. Springer Dordrecht Press. 494 p.

CAPITULO II

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

2.1 Objetivo General

Contribuir a la generación de conocimiento del recurso micológico, incluyendo los hongos comestibles ectomicorrízicos, y alternativas de manejo biotecnológico, conservación, recuperación y aprovechamiento forestal sustentable de los recursos naturales en la región de la Mixteca Oaxaqueña.

2.2 Objetivos particulares

2.2.1 Evaluar el efecto de la inoculación de *Laccaria trichodermophora* en el desarrollo de *P. oaxacana* y *Q. castanea* en condiciones de invernadero, en términos de crecimiento y contenido nutrimental.

2.2.2 Realizar un estudio etnomicológico en la Mixteca Oaxaqueña para identificar y describir el uso regional de los hongos silvestres, así como especies que tengan potencial para su recolección y comercialización, lo que represente una alternativa en el aprovechamiento sustentable de los bosques en la región de estudio.

2.2.3 Identificar la interacción de la mesofauna edáfica con hongos ectomicorrízicos comestibles en cronosecuencias de *Quercus magnoliifolia* y, la influencia de la edad de la masa forestal en la diversidad de los mismos.

2.3 Hipótesis particulares

2.3.1 Existe incremento en el crecimiento y contenido nutrimental en las especies de importancia forestal *P. oaxacana* y *Q. castanea* inoculadas con el hongo comestible ectomicorrízico *Laccaria trichodermophora*.

2.3.2 El conocimiento que tienen los habitantes de las comunidades rurales de la región sobre los hongos silvestres y su uso, es amplio y heterogéneo, y existe una erosión cultural por efecto de los cambios socioculturales y económicos existentes en dichas comunidades.

2.3.3 La diversidad y abundancia de la mesofauna edáfica asociada con los hongos ectomicorrízicos comestibles es directamente proporcional a la edad de la sucesión vegetal en las cronosecuencias e influyen en la recuperación de las comunidades vegetales alterados por dicha actividad antropogénica.

2.3.4 Existen especies de hongos silvestres susceptibles de aprovechamiento sustentable por parte de las comunidades rurales de la región de estudio.

CAPITULO III

USO BIOTECNOLÓGICO DE *Laccaria trichodermophora* G. M. Muell. EN

Pinus oaxacana Mirov. Y *Quercus castanea* Née

3.1 RESUMEN

Los hongos son esenciales en la naturaleza al participar en procesos de reciclaje de materia orgánica, en la formación y conservación del suelo, y en el equilibrio de los ecosistemas naturales. Las micorrizas son asociaciones simbióticas entre las raíces de las plantas y ciertos grupos de hongos. El principal beneficio para ambos simbioses es el intercambio de nutrientes. Algunas especies de hongos ectomicorrízicos (HEC) son comestibles y constituyen un recurso forestal no maderable, de enorme importancia para la conservación forestal, ya que son una fuente de alimento y una alternativa de ingreso económico para las comunidades locales. Debido a la importancia ecológica y fisiológica de los HEC, se evaluó el efecto de la inoculación con el hongo ectomicorrízico *Laccaria trichodermophora* en el crecimiento, contenido de macro (N, P, K, Ca y Mg) y micronutrientes (Fe, Cu, Zn y Mn) en *Pinus oaxacana* y *Quercus castanea*. *L. trichodermophora*, es una especie comestible ampliamente comercializada en mercados del centro de México. Los tratamientos fueron plantas inoculadas con *L. trichodermophora* y plantas sin inocular. Los resultados indicaron que tanto el peso seco de la parte aérea y de la raíz, altura y diámetro del tallo, así como el contenido total de macro y micronutrientes fueron mayores en las plantas inoculadas con respecto a las no inoculadas en las dos especies forestales. El porcentaje de

colonización micorrízica en plantas inoculadas fue alto en *P. oaxacana* (77.8 %) y *Q. castanea* (73.3 %). Los estudios moleculares confirmaron la identificación del micobionte tanto en el inóculo aplicado como en los morfotipos para ambas especies. Los resultados encontrados demuestran el gran potencial biotecnológico de la inoculación con el hongo ectomicorrízico comestible *L. trichodermophora* en la producción de plantas de *P. oaxacana* y *Q. castanea* en condiciones de vivero.

Palabras clave: Pinos Neotropicales, encinos, hongos comestibles ectomicorrízicos, macronutrientes, micronutrientes.

3.2 INTRODUCCIÓN

Las micorrizas son asociaciones simbióticas entre hifas de diversos taxa de hongos y las raíces de aproximadamente 95% de las especies de plantas terrestres (Brundrett, 2009). Particularmente, las ectomicorrizas son un componente de enorme relevancia ecofisiológica en el establecimiento y conservación de los bosques. Los hongos ectomicorrízicos (HEC), a través de sus hifas originan diversos efectos benéficos a las plantas asociadas, entre ellas la absorción de nutrimentos orgánicos e inorgánicos, principalmente nitrógeno (N) y fósforo (P), en retribución, los hongos reciben carbono (Read y Pérez-Moreno, 2003; Smith y Read, 2008). Asimismo, la simbiosis proporciona protección a la planta contra patógenos y mayor tolerancia a condiciones de estrés por efecto de trasplante, sequía, altas temperaturas y metales pesados (Smith y Read, 2008).

En México, la ectomicorriza es de enorme interés estructural y funcional en ecosistemas templados, subtropicales y tropicales. Sin embargo, actualmente uno

de los problemas más serios que enfrenta la humanidad es el cambio climático global originado por diversos factores antropocéntricos. La deforestación en diversos países es un factor causante del cambio climático global (Pérez-Moreno, 2012). Sin embargo, la reforestación es un tema complejo, que incluye diversas limitaciones técnicas, entre las que se incluye una baja tasa de supervivencia de las plantas en campo. Una de las razones que explica la baja supervivencia, es la falta de simbiontes ectomicorrízicos en las raíces de la mayoría de las especies forestales producidas en vivero, cuya presencia es obligada cuando crecen en condiciones naturales (Pérez-Moreno y Martínez-Reyes, 2014). Por estas razones, el desarrollo biotecnológico de inoculación de especies forestales con hongos ectomicorrízicos es una necesidad urgente. Un criterio para la selección de hongos ectomicorrízicos que ha tenido trascendencia recientemente es su comestibilidad, debido a su enorme importancia social, económica y ambiental (Pérez-Moreno y Martínez-Reyes, 2014).

México se considera un país megadiverso ya que cuenta con aproximadamente 10% de la diversidad terrestre del planeta (1.8 millones de especies animales y vegetales) (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008). De acuerdo a esto, ocupa el segundo lugar en biodiversidad de la familia Pinaceae con cuatro géneros, 61 especies, 74 taxa y 30 especies endémicas, y es un centro secundario de diversificación del género *Pinus*, con 49 (40%) de las aproximadamente 120 especies en el mundo (Gernandt y Pérez-de la Rosa, 2014). Con respecto al género *Quercus* se estima que existen alrededor de 161 (Valencia, 2004) a 179 especies (Valencia y Flores, 2006) de las 500 que Manos *et al.* (1999)

han estimado que existen a nivel mundial y 109 son endémicas del país (Valencia, 2004).

La especie *Pinus oaxacana* Mirov., son árboles de 25 a 30 m de altura, con diámetros cercanos a 1 m, fisonomía corpulenta, de corteza gruesa y agrietada que poseen ramas fuertes y extendidas, copa circular, ramillas verticiladas de color moreno-rojizo a café amarillentas, casi lisas o muy poco ásperas con marcado tinte azuloso en sus partes más tiernas, la base de las brácteas posee el ápice oval espaciadas y salientes. Sus acículas están dispuestas en grupos de cinco, de 20 a 35 cm de largo, de color verde claro con tinte amarillento, de corte transversal triangular, agudos y fuertemente aserrados con dientecillos delgados y aproximados. Poseen conos semi persistentes, en pares o grupos de tres, de 10 a 16 cm de largo, anchamente cónicos o cónicos-oblongos, ligeramente encorvados, oblicuos asimétricos, resinosos, de color moreno rojizo o café amarillento, con pedúnculo corto de 5 a 10 mm. Cúspide del umbo considerablemente aplanada, siendo uno de los rasgos que caracteriza a la especie. Las semillas son triangulares, oscuras, de 7 a 9 mm de largo con ala color café oscuro de 20-35 x 8 mm, con líneas longitudinales marcadas (Figura 3.1) (Mirov, 1958). Es una especie productora de resinas, su madera es de buena calidad, los fustes son generalmente limpios y permiten su uso en aserraderos para triplay, chapa, pulpa para papel y cajas de empaque, molduras, artesanías y muebles finos o de producción seriada, y como combustible doméstico (Narave y Taylor, 1997).

La especie presenta un amplio rango de distribución que va de los 1 500 a 3 200 msnm, en climas cálidos y templado húmedos con precipitaciones de 600 a

2500 mm. En México se encuentra en los estados de Chiapas, Guerrero, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala y Veracruz; hacia el sur del país se localiza en Guatemala, Honduras y Nicaragua. Se asocia con numerosas especies de coníferas como *Abies guatemalensis* y *A. hickeli*, *P. tenuifolia*, *P. pseudostrobus*, *P. patula* var. *longepedunculata*, *P. rudis*, *P. leiophylla*, *P. montezumae* y *P. ayacahuite*. En regiones de clima templado, con suelos profundos y con buen drenaje, se encuentran formando masas puras de considerable superficie, aunque también se desarrolla en suelos rocosos de malpaís (Perry Jr., 1991).

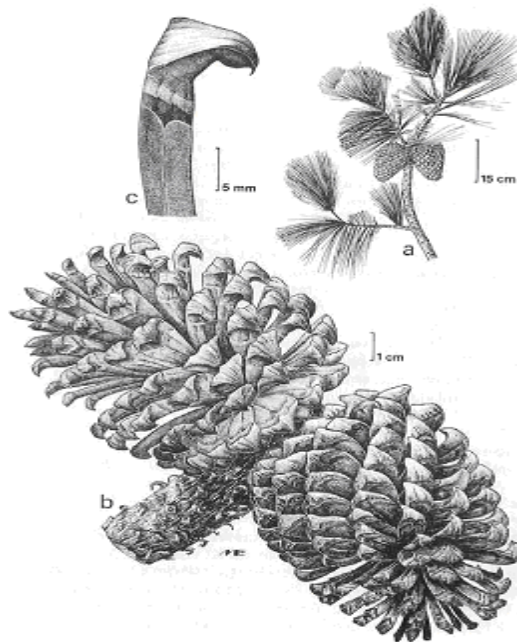


Figura 3.1. Detalle de conos, escamas y rama de *Pinus oaxacana* Mirov (Narave y Taylor, 1997).

La especie *Quercus castanea* Née, son árboles de 5 a 15 m de alto, tronco de 40-80 cm de diámetro; ramillas de (0.5-) 1 a 2 mm de diámetro de color café claro a obscuro, pubescentes, a veces glabras con varias costillas, lenticelas pálidas de

0.5-1 mm de largos; yemas de (1-) 2 – 3.5 (-7) mm de largo, ovoides o agudas, de color café, con escamas ovadas, ciliadas en los márgenes y dorso superior, coriáceas; estipulas de 5-6 mm de largo, lanceoladas, de color claro, membranosas, con tricomas largos principalmente en los márgenes, caedizas muy pronto; fruto anual, 1 o 2 sésiles o sobre un pedúnculo de 1-7 mm de largo; cúpula hemisférica de 9 a 14 mm de diámetro, con escamas algo engrosadas en la base, ápice obtuso y papiráceo, pubescente o casi glabras, de color café rojizo; bellota anchamente ovoide, pared interna del pericarpo lanosa, de 5-15 mm de largo y de 8-11 mm de diámetro, incluida en la cúpula de un tercio a un medio de su largo (Figura 3.2) (Romero *et al.*, 2002; Romero *et al.*, 2015).

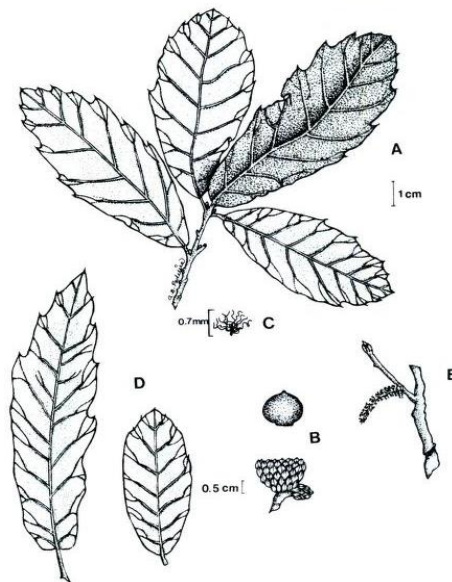


Figura 3.2. *Quercus castanea*: A) rama, B) fruto, C) tricoma, D) hojas, E) inflorescencia (Romero *et al.*, 2002).

En México, se distribuye en altitudes de 1180 a 3500 msnm, desde el noroeste, occidente, centro, sur y sureste de México, así como en Centroamérica. Se

encuentra en bosques de *Pinus*, *Quercus* y *Pinus-Quercus*, pastizal con matorral xerófilo y bosque mesófilo de montaña; es frecuente encontrarla en encinares perturbados (Romero *et al.*, 2002). Su madera se recomienda para pisos de residencias, vehículos, tarimas para carga y descarga, mangos y cabos de herramientas, implementos agrícolas, y diversos tipos de recipientes y armazones de construcción (De la Paz, 1982).

El objetivo del presente trabajo fue evaluar el efecto en términos de crecimiento, colonización radical, contenido de macro y micronutrientes, e identificación molecular de los morfotipos radicales y esporomas, al inocular el hongo ectomicorrízico comestible *Laccaria trichodermophora* G. M. Muell. en *Pinus oaxacana* Mirov y *Quercus castanea* Née en invernadero.

3.3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.3.1 Material vegetal e inóculo

El experimento se estableció en el invernadero del Programa de Edafología del Colegio de Postgraduados, en Montecillo, estado de México. Las semillas de *P. oaxacana* y *Q. castanea* utilizadas fueron colectadas en la localidad de Santa Catarina Estetla, municipio de Santa María Peñoles, estado de Oaxaca, México. Las semillas se conservaron en refrigeración a 5 °C hasta su uso. Los esporomas utilizados para el inóculo fueron adquiridos del mercado de Ozumba, estado de México. El inóculo se obtuvo a partir de los píleos de *L. trichodermophora*, de los cuales fueron cortados de los estípites. Los píleos así obtenidos se deshidrataron a 35 °C durante 48 horas. Una vez deshidratados, se molieron y el tamaño de

partícula del inóculo se homogeneizó con un tamiz con malla de 1.19 mm de diámetro de abertura. El inóculo se almacenó a 5 °C en viales de 1.5 mL hasta su uso. Por otro lado, también se aplicó inóculo fresco a partir de los píleos de esporomas, los cuales se molieron en una licuadora con agua destilada estéril y se aplicaron al sustrato en forma inmediata. Se evaluó la concentración de esporas de inoculantes con la cámara de Neubauer (10^6 a 10^8 esporas por cm^3 de inoculante).

3.3.2 Establecimiento del experimento

Previo a su siembra, se colocaron las semillas de cada especie en recipientes con agua destilada durante 24 horas con el fin de separar las semillas vanas o secas. Las semillas fueron tratadas con peróxido de hidrogeno (H_2O_2) al 30% durante 20 minutos y se enjuagaron cuatro veces con agua destilada estéril. La siembra del material vegetativo se efectuó de forma directa y se realizó a una profundidad de 2 cm para *P. oaxacana* y de 4 cm para *Q. castanea*. Se utilizaron contenedores tipo tubete de plástico negro de 130 cm^3 para *P. oaxacana* y de 380 cm^3 para *Q. castanea*. El sustrato utilizado fue una mezcla de arena de río, corteza de pino y suelo forestal (2:2:1), el cual fue esterilizado con vapor de agua a $1.3 \text{ kg}\cdot\text{cm}^{-2}$ y 125 °C durante 5 h. Se realizaron dos inoculaciones con las esporas del hongo ectomicorrízico; la primera con el inóculo fúngico deshidratado a razón de 1.5 g por tubete al momento de la siembra. La segunda se realizó 120 días después con inóculo fresco a razón de 17 mL por tubete en la especie de *Pinus* y 33 mL en la de *Quercus*.

3.3.3 Diseño experimental y variables evaluadas

Se utilizó un diseño experimental completamente al azar que incluyó los siguientes tratamientos para las dos especies forestales: i) plantas inoculadas con *L. trichodermophora*, y ii) plantas no inoculadas, el cual fue considerado como testigo. Cada tratamiento tuvo 12 repeticiones y entonces un total de 24 unidades experimentales para cada especie forestal. Las mediciones de variables se realizaron a los 390 días después de la siembra, las cuales se describen a continuación:

3.3.3.1 Colonización ectomicorrízica

Para evaluar la colonización ectomicorrízica, se tomaron al azar tres plantas inoculadas con *L. trichodermophora* y tres plantas sin inocular. Posteriormente, se separó la parte aérea de los cepellones con la parte radical. El cepellón fue dividido en tres segmentos de acuerdo a la profundidad del cepellón y al tamaño del tubete: i) parte superior (0 – 4 (7) cm), ii) parte media (4.1 (7.1) – 8 (14) cm), y iii) parte inferior (8.1 (14.1) – 12 (20) cm). La parte radical se lavó con agua corriente empleando tres tamices de diferente diámetro de abertura (1.19, 0.180 y 0.085 mm), para colectar el mayor número de raíces cortas. El conteo de raíces cortas micorrizadas, no micorrizadas y muertas se realizó con la ayuda de un estereoscopio LEICA EZ4. El porcentaje de colonización se obtuvo calculando la proporción de raíces cortas micorrizadas en relación al número total de raíces cortas de cada planta.

3.3.3.2 Crecimiento vegetal

Se midió la altura y el diámetro del tallo del total de plantas de cada tratamiento por especie forestal. La altura se midió desde la base del tallo hasta la yema apical y el diámetro se midió en la base del tallo de cada planta. Posteriormente, se separó la parte aérea de los cepellones y se eliminó el sustrato de los cepellones con agua corriente para colectar la raíz. La parte aérea y el sistema radical fueron deshidratados, a 70 °C por 48 h, para determinar su peso seco.

3.3.3.3 Caracterización morfológica y molecular de la ectomicorriza de *Laccaria trichodermophora*

Para comprobar la existencia de raíces colonizadas o ectomicorrizadas, se realizaron cortes histológicos y se elaboraron preparaciones semipermanentes para la caracterización anatómica. Se hicieron observaciones con microscopía campo claro y de contraste de fases de las estructuras diagnósticas de la ectomicorriza: manto, red de Hartig y micelio externo (Agerer y Rambold, 2014). Debido a que las ectomicorrizas tienen poca variación morfológica como para poder diferenciar especies cercanas, actualmente para su caracterización se emplea un esquema que combina la morfología y las secuencias de ADN (Wei *et al.*, 2010). Este procedimiento se efectuó en el CINVESTAV-IPN-ciudad de México. El ADN se extrajo con el Kit de extracción de ADN de plantas DNeasy® Plant Mini Kit (QIAGEN) según el protocolo recomendado por el fabricante y se almacenaron a 5 °C. La región de los espaciadores ribosomales (ITS) se amplificó mediante reacción en cadena de la polimerasa (PCR), usando los oligonucleótidos ITS4 (5'-

TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC-3') e ITS5 (5'-GGA AGT AAA AGT CGT AAC AAG G-3'. Se usó la mezcla de reacción descrita por White *et al.* (1990), con el siguiente programa de amplificación: 94 °C por 2 minutos, 94 °C por 30 segundos, 55 °C por 30 segundos, 72 °C por 1 minuto, se repitió 30 veces del paso 2 al 4, 72 °C por 5 minutos y finalmente 16 °C. Los productos de 700 pb (pares de bases) fueron secuenciados en un Genetic Analyzer Modelo 3100. La identidad taxonómica de los morfotipos de micorrizas se determinó por la afinidad filogenética de sus secuencias consenso al compararlas contra las bases de datos del GenBank mediante el programa BLAST (Altschul *et al.*, 1997).

3.3.3.4 Análisis de macro y micronutrientes en tejido vegetal

De las plantas utilizadas para la evaluación de peso seco, se molieron y se pesaron 10 g de muestra compuesta de la raíz y la parte aérea de cada unidad experimental y fueron enviados al Laboratorio Central de la Universidad Autónoma Chapingo para su análisis. El nitrógeno (N) total se determinó por digestión con mezcla diácida y determinado por arrastre de vapor; el fósforo (P) por fotolorimetría por reducción de molibdo-vanadato; el potasio (K) determinado por espectrofotometría de emisión de flama; el calcio (Ca), magnesio (Mg), Hierro (Fe), cobre (Cu), zinc (Zn) y manganeso (Mn), fueron determinados por espectrofotometría de absorción atómica; y el boro (B) mediante extracción con acetato de amonio por fotolorimetría con azometina.

3.3.4 Análisis estadístico

Para las variables de crecimiento, peso seco de la parte aérea y raíz, así como del contenido nutrimental, se realizó un análisis de varianza mediante PROC GLM y una prueba de comparación de medias de Tukey ($\alpha \leq 0.05$) (SAS Institute, 1999).

3.4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.4.1 Colonización ectomicorrízica

Se observó una colonización micorrízica alta en *P. oaxacana* (77.8 %) y *Q. castanea* (73.3 %) en plantas inoculadas. De igual forma se han registrado porcentajes similares de colonización micorrízica en *Pinus spp.* (57 a 90%) (Rincón *et al.*, 2007; Carrasco-Hernández *et al.*, 2011; Martínez-Reyes *et al.*, 2012) y *Quercus spp.* (75 a 80 %) (He *et al.*, 2007; Fini *et al.*, 2011) inoculados con hongos ectomicorrízicos. En el caso de las plantas inoculadas de las especies forestales estudiadas, no existieron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) con respecto a la distribución de las raíces cortas micorrizadas en el cepellón, excepto para raíces vivas no micorrizadas de plantas inoculadas de *Q. castanea*. En este caso, se observaron menores valores en la parte media en comparación con la superior e inferior (Cuadro 3.1).

3.4.2 Crecimiento vegetal

Las plantas inoculadas, independientemente de la especie forestal, tuvieron mayor altura, diámetro del tallo y peso seco total respecto a las plantas no inoculadas (Cuadro 3.2). El peso seco total de las plantas inoculadas fue de 4.8 en

P. oaxacana y 3.2 veces mayor en *Q. castanea* en comparación con las plantas no inoculadas. Un fenómeno similar se observó en el caso de la altura y el diámetro del tallo, las cuales fueron 1.5 y 2.1 veces mayores que el testigo, respectivamente, para *P. oaxacana*, y de 2.1 y 1.6 veces mayores que el testigo, respectivamente, para *Q. castanea*.

De forma similar, se han reportado efectos benéficos, en términos de producción de biomasa en *P. pinea* L. (Rincón *et al.*, 2001), *P. sylvestris* L. (Jonsson *et al.*, 2001), *P. pinaster* Aiton (Pera y Parladé, 2005; Oliveira *et al.*, 2012; Souza *et al.*, 2012; Sánchez-Zabala *et al.*, 2013), *P. halepensis* (Núñez *et al.*, 2008), *P. patula* Schiede ex Schldl. & Cham., *P. pseudostrobus* Lindl. (Carrasco-Hernández *et al.*, 2011), y *P. greggii* Engelm. (Martínez-Reyes *et al.*, 2012), como consecuencia de la inoculación con especies ectomicorrízicas de los géneros: *Tuber*, *Suillus*, *Thelephora*, *Lactarius*, *Laccaria*, *Hebeloma*, *Paxillus* y *Xerocomus*.

En especies de *Quercus*, se han desarrollado numerosas investigaciones enfocadas a la producción de plantas inoculadas con especies de trufas (*Tuber* spp.), ya que son muy apreciados como alimento gourmet debido a sus propiedades organolépticas (Trappe y Claridge, 2010) y a su valor económico (Yun y Hall, 2004). Se han reportado efectos benéficos al inocular *T. melanosporum* Vitt. en *Q. petraea* Liebl. y *Q. faginea* Lamk. (Núñez *et al.*, 2008), *Laccaria* y *Tuber* en *Q. garryana* Douglas ex Hook. (Southworth *et al.*, 2009), *T. macrosporum* Vitt. en *Q. robur* L. (Benucci *et al.*, 2012) y *T. melanosporum* en *Q. robur* L. (Otsing y Tedersoo, 2015).

Cuadro 3.1. Porcentaje de raíces cortas vivas y muertas en plantas de dos especies forestales inoculadas o no con *L. trichodermophora* en tres profundidades del cepellón, 390 días después de la inoculación.

Tratamiento	Profundidad del cepellón	Vivas	Vivas No	Muertas
		Micorrizadas	Micorrizadas	
<i>P. oaxacana</i> Mirov				
Plantas inoculadas [¶]	Parte superior	23.3 ± 3.51 a	0.4 ± 0.33 a	9.7 ± 3.49 a
	Parte media	27.9 ± 2.15 a	1.4 ± 1.71 a	4.1 ± 2.62 a
	Parte inferior	26.6 ± 3.10 a	2.3 ± 0.84 a	4.5 ± 3.26 a
	Total	77.8	4.0	18.2
Plantas no inoculadas	Parte superior	0.0	23.4 ± 6.60 a	9.9 ± 6.60 a
	Parte media	0.0	29.4 ± 3.71 a	4.0 ± 3.70 a
	Parte inferior	0.0	30.0 ± 1.36 a	3.3 ± 1.36 a
	Total	0.0	82.8	17.2
<i>Q. castanea</i> Née				
Plantas inoculadas ^{¶¶}	Parte superior	21.7 ± 4.93 a	1.6 ± 0.40 a	9.9 ± 5.32 a
	Parte media	27.9 ± 5.24 a	0.5 ± 0.05 b	4.9 ± 5.29 a
	Parte inferior	23.7 ± 3.48 a	1.2 ± 0.45 a	8.3 ± 3.89 a
	Total	73.3	3.3	23.1
Plantas no inoculadas	Parte superior	0.0	28.4 ± 2.22 a	4.9 ± 2.21 a
	Parte media	0.0	28.4 ± 3.79 a	5.0 ± 3.79 a
	Parte inferior	0.0	23.5 ± 3.50 a	9.8 ± 3.51 a
	Total	0.0	80.3	19.7

Los datos son promedios ± error estándar de la media (n=3). Valores con la misma letra en la misma columna, para cada categoría de planta en cada especie forestal, no son diferentes según Tukey ($P \leq 0.05$). Las partes del cepellón se refieren a su profundidad a partir del cuello de la raíz de la planta: [¶] superior= (0 – 4 cm), media= 4.1 – 8 cm e inferior= 8.1 – 12 cm; ^{¶¶} superior= (0 – 7 cm), media= 7.1 – 14 cm e inferior= 14.1 – 20 cm.

Algunos autores han observado que para el caso de *Quercus*, el efecto en el crecimiento de plantas por inoculación de HEC no es significativa en etapas tempranas de la simbiosis (Núñez *et al.*, 2006; Fini *et al.*, 2011). Sin embargo, tal y como se observó en el presente trabajo, Sebastiana *et al.* (2013) al inocular *P.*

tinctorius en *Q. suber*, observaron incrementos en altura, diámetro y número de hojas por tallo después de 20 meses de la inoculación.

3.4.3 Caracterización macro, micromorfológica y molecular de la ectomicorriza de *Laccaria trichodermophora*

Las descripciones morfológicas de la ectomicorriza para el género *Laccaria* distan mucho de estar concluidas, y a la fecha no existe una descripción para la especie *Laccaria trichodermophora* con *P. oaxacana* y *Q. castanea*. Al respecto, existen descripciones para *L. amethystina* Cooke en *Quercus* sp. (Palfner, 1994), *L. bicolor* (Maire) P.D. Orton en *P. montezumae* (Santiago-Martínez *et al.*, 2003; Carrasco-Hernández *et al.*, 2010), *L. proxima* (Boud.) Pat. en *Betula* sp., *Picea* sp. y *Pinus* sp. (Ingleby *et al.*, 1990), y *L. tortilis* en *Betula* sp. y *Picea* sp. (Ingleby *et al.*, 1990; Agerer, 1995).

Las características de las ectomicorrizas de *L. trichodermophora* en *P. oaxacana* fueron simples o dicotómicas, cilíndricas, de 0.6 a 5 mm de longitud y de 0.1 a 0.3 mm de diámetro. El manto presentó buena visibilidad, con ausencia de transparencia, carbonización y tubos lactíferos. La forma de las puntas no ramificadas es sinuosa o inclinada y la textura del manto es liso o ligeramente algodonoso. No se presentaron esclerocios. El color del ápice de color café claro en estado juvenil y de color café oscuro en la etapa madura. No se presentaron rizomorfos y hay presencia de hifas emanantes. La anatomía externa e interna del manto es plectenquimatoso y la distancia de exploración corta (Figura 3.4).

Cuadro 3.2. Altura, diámetro del tallo y peso seco en dos especies forestales inoculadas o no con *L. trichodermophora* 390 días después de la siembra.

Tratamiento	Altura (cm)	Diámetro del tallo (mm)		Peso seco (g)		
				Parte aérea	Raíz	Total
<i>Pinus oaxacana</i> Mirov						
Plantas inoculadas	14.81 ± 3.13 a	3.41 ± 0.55 a	1.97 ± 0.69 a	2.38 ± 0.64 a	4.36 ± 1.23 a	
Plantas no inoculadas	9.65 ± 3.33 b	1.58 ± 0.27 b	0.41 ± 0.15 b	0.50 ± 0.22 b	0.91 ± 0.37 b	
<i>Quercus castanea</i> Née						
Plantas inoculadas	17.94 ± 5.26 a	2.54 ± 0.77 a	1.78 ± 0.78 a	4.26 ± 1.57 a	6.04 ± 2.05 a	
Plantas no inoculadas	9.45 ± 2.34 b	1.56 ± 0.36 b	0.50 ± 0.18 b	1.36 ± 0.51 b	1.87 ± 0.63 b	

Los datos son promedios ± error estándar de la media (n=12) para altura, diámetro de tallo y peso seco. Valores con la misma letra en la misma columna para cada especie forestal no son diferentes según Tukey (P≤0.05).

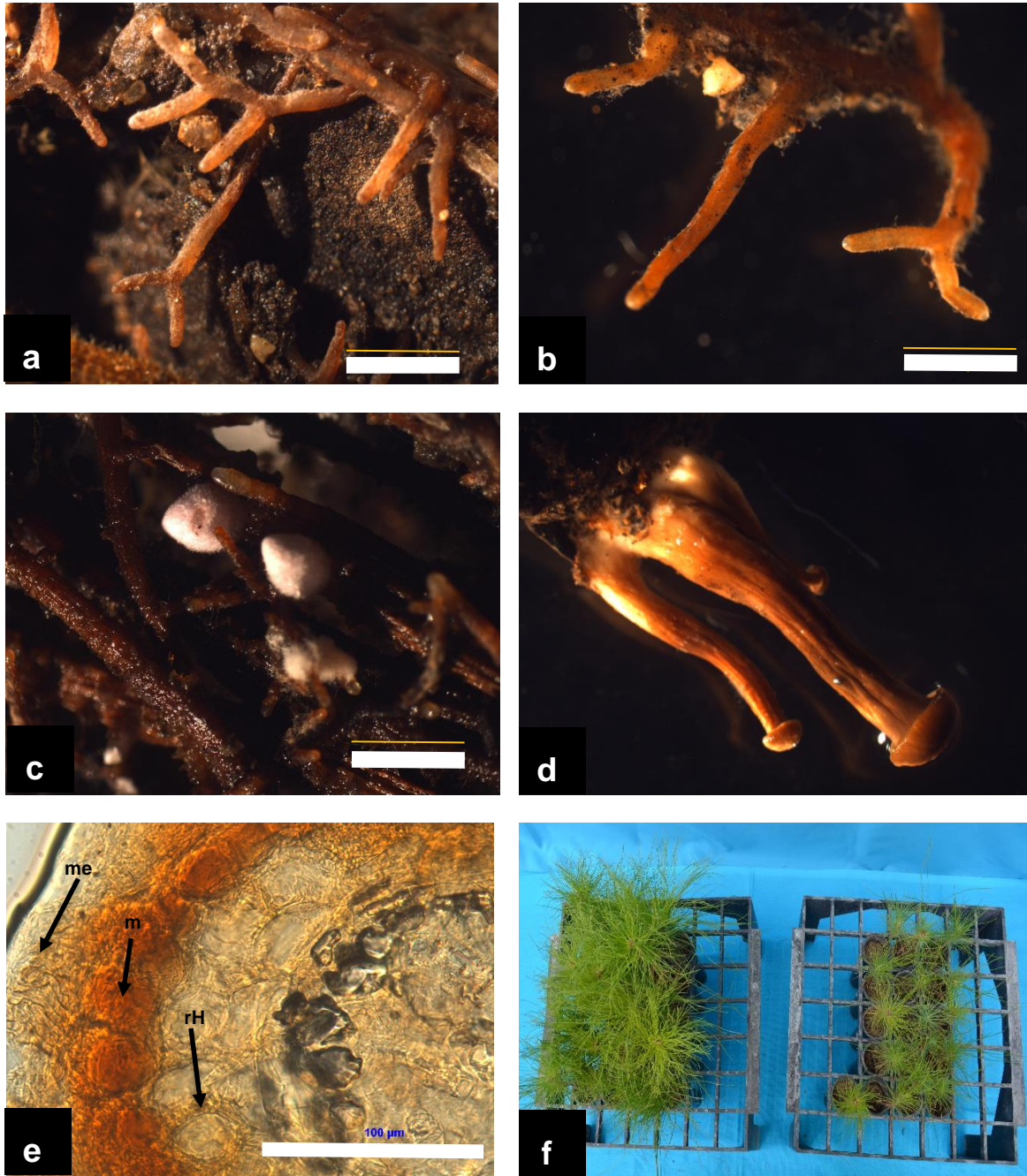


Figura 3.3. Ectomicorrización de *Pinus oaxacana* con *Laccaria trichodermophora*. a y b) raíces ectomicorrizadas simples o dicotómicas; c y d) primordios piriformes y esporoma maduro asociado con raíces; d) corte transversal de la ectomicorriza mostrando red de Hartig (rH), manto (m), y micelio externo (me); f) efecto de la inoculación en la biomasa foliar de plantas inoculadas (izquierda) y no inoculadas (derecha). Barras en inciso a, b y c (1 mm), y e (100 µm).

Para el caso de *Q. castanea*, se presentaron morfotipos de tipo monopodial o piramidal, cilíndricos, de 0.1 a 3 mm de longitud y de 0.1 mm de diámetro en promedio. El manto presentó buena visibilidad, con ausencia de transparencia, carbonización y tubos lactíferos. La forma de las puntas no ramificadas es sinuosa o inclinada y la textura del manto es liso o ligeramente algodonoso. No se presentaron esclerocios. El color del ápice de color café claro en estado juvenil y de color café oscuro en la etapa madura. Presencia de hifas emanantes y sin rizomorfos. La anatomía externa e interna del manto es plectenquimatoso y la distancia de exploración corta (Figura 3.5). Las discrepancias encontradas entre algunas características, como el tipo de ramificación y la longitud del sistema radical puede atribuirse a que estas son reguladas por el fitobionte, el micobionte o por interacciones que involucran a ambos y al ambiente (Brundrett, 2004).

Al comparar las secuencias consenso de ADN del inóculo fúngico y los morfotipos de raíces ectomicorrizadas en la base de datos de GenBank, se obtuvo que la secuencia del inóculo fue de 99%, la secuencia del morfotipo encontrado en *P. oaxacana* fue de 97% y la secuencia del morfotipo en *Q. castanea* fue de 99% similar a la especie *Laccaria trichodermophora* de la accesión KC152146. Cabe mencionar que esta última accesión corresponde a una especie fúngica proveniente de Atlautla, estado de México, y corresponde a la zona donde se recolectaron los esporomas utilizados para el presente estudio.



Figura 3.4. Ectomicorrización de *Quercus castanea* con *Laccaria trichodermophora*. a y b) raíces ectomicorrizadas mostrando la superficie gelatinosa y la ramificación monopodial piramidal; c) corte transversal de la ectomicorriza mostrando red de Hartig (rH), manto (m), y micelio externo (me); d) primordio piriformes asociado con raíces; e) esporoma maduro asociado con plantas; f) efecto de la inoculación en el crecimiento de plantas inoculadas (izquierda) y no inoculadas (derecha). Barras en inciso c (50 μm) y d (1 mm).

En la base de datos de GenBank existen 11 accesiones con las cuales existe una concordancia del 99% con la especie fúngica utilizada para inocular *P. oaxacana* y *Q. castanea*. Asimismo, durante el desarrollo de la investigación, se observó la formación de esporomas de *L. trichodermophora* a los 350 días después de la inoculación. Diversos estudios han reportado la producción de esporomas de HEC comestibles, tales como *Cantharellus cibarius* Fr., *L. laccata* (Scop.) Cooke, *H. cilindrosporum* Romagn., *H. sarcophyllum* (Peck) Sacc. y *H. mesophaeum* (Pers.) Qué! (Danel y Camacho, 1997; Debaud y Gay, 1987; Wang y Hall, 2004; Martínez-Reyes *et al.*, 2012).

Las características morfológicas del morfotipo, presencia de esporomas, en conjunción con las evidencias moleculares de los morfotipos evaluados en la parte radical de *P. oaxacana* y *Q. castanea*, corroboran que *L. trichodermophora* estableció la simbiosis ectomicorrízica con las especies forestales estudiadas.

3.4.4 Contenido de nutrientes en el tejido vegetal

Los hongos ectomicorrízicos (HEC), a través de sus hifas asociadas promueven la absorción de nutrimentos orgánicos e inorgánicos, macro y micronutrientes, lo que se ve reflejado en un mayor crecimiento del fitobionte (Read y Pérez-Moreno, 2003; Smith y Read, 2008). Los mecanismos mediante los cuales se efectúa este proceso incluyen factores anatómicos y fisiológicos, entre ellos un aumento de la superficie absorbente promovida por el micelio extraradical; la síntesis y la exudación de compuestos orgánicos y exoenzimas al suelo con el fin de solubilizar nutrientes; y la regulación de las proteínas que participan en el

transporte de nutrientes a través de la membrana plasmática de la raíz del fitobionte (Casieri *et al.*, 2013). El incremento en el crecimiento del fitobionte por HEC parece estar directamente relacionada con una producción de un sistema radical relativamente eficiente, así como una capacidad eficiente en la utilización de los nutrientes por las plantas micorrizadas (Quoreshi y Khasa, 2008).

El contenido de los macro y micronutrientes evaluados fue mayor en las plantas inoculadas de *P. oaxacana* y *Q. castanea* en comparación con las no inoculadas (Cuadro 3.3 y 3.4). En el caso del nitrógeno (N), los incrementos observados son de gran significancia ecofisiológica, debido a que es un elemento limitante en los ecosistemas forestales templados ya que está presente principalmente de forma orgánica (Read y Pérez-Moreno, 2003). El contenido de N en la biomasa total (aérea y radical) fue de 7.2 veces mayor en *P. oaxacana* y 5.1 en *Q. castanea*, en plantas inoculadas en comparación con las no inoculadas.

El análisis de los genomas de hongos ectomicorrízicos manifiesta la capacidad del micelio para importar fuentes orgánicas e inorgánicas de N, incluyendo nitrato, amonio y péptidos del suelo, a través de proteínas como el transportador de amonio o la urea permeasa. Estas funciones son probablemente comunes en diversos hongos ectomicorrízicos, como fueron descritos por primera vez en *A. muscaria* (AmAMT2) y *Paxillus involutus* (PiDur3). Desde el micelio, los compuestos de N alcanzan el manto y la red de Hartig, desde donde se pueden exportar a la planta; aunque este mecanismo es poco conocido, la glutamina y el amonio son las probables candidatas para cruzar la interfaz simbiótica (Martin y Nelhs, 2009). Esto implica la asimilación de amonio en aminoácidos y su

translocación a la planta, o, alternativamente, la liberación directa de iones amonio desde las hifas de la red de Hartig (Couturier *et al.*, 2007). Experimentos en microcosmos muestran una preferencia para transportar amonio por parte de los HEC a la planta (Chalot y Plassard, 2011), lo cual puede deberse a que las especies fúngicas presentan un solo transportador de nitratos y múltiples transportadores de amonio (Casieri *et al.*, 2013). Asimismo, Dietz *et al.* (2011), mencionaron la participación de las acuaporinas fúngicas en la transferencia de amonio en hongos ectomicorrízicos. Estos autores describieron tres acuaporinas en *Laccaria bicolor* (Lacbi1:317173, Lacbi1:391485 y Lacbi1:392091) capaces de transportar amonio (NH_4^+)/amoniaco (NH_3), de las cuales dos (Lacbi1:317173 y Lacbi1:391485) son reguladas en las puntas de las raíces ectomicorrízicas.

Los contenidos totales de P, K, Ca, Mg, fueron de 8.3, 5.4, 3.0 y 4.0 veces mayor en *P. oaxacana*, y de 5.1, 4.4, 5.5 y 4.6 veces en *Q. castanea*, respectivamente, en las plantas inoculadas que en las no inoculadas (Cuadro 4.3). Esto puede ser un indicador de la alta eficiencia de *L. trichodermorphora* de tomar los nutrimentos de la solución del suelo y movilizarlo hacia la raíz y parte aérea de las plantas inoculadas. Los HEC toman el P inorgánico (Pi) de la solución del suelo y lo transfieren al fitobionte por medio de genes que codifican transportadores de fósforo inorgánico (Pi). La mayoría de estos transportadores pertenecen a la subfamilia PHT1 (transportadores Pi: H⁺), lo que sugiere que la eficiencia de la absorción de Pi por el HEC se basa en gran medida de los valores de pH externos (Casieri *et al.*, 2013).

Cuadro 3.3. Contenido de macronutrientes en el tejido vegetal de dos especies forestales inoculadas o no con *L. trichodermophora*, 390 días después de la siembra.

Especie y parte de la planta	N	P	K	Ca	Mg
	mg planta ⁻¹				
<i>P. oaxacana</i> Mirov					
Parte aérea					
Plantas inoculadas	14.07 ± 4.86 a	2.47 ± 0.85 a	11.36 ± 3.92 a	1.98 ± 0.68 a	2.47 ± 0.85 a
Plantas no inoculadas	1.30 ± 0.49 b	0.21 ± 0.08 b	1.92 ± 0.72 b	0.73 ± 0.28 b	0.65 ± 0.24 b
Raíz					
Plantas inoculadas	6.37 ± 1.50 a	2.12 ± 0.50 a	7.96 ± 1.87 a	1.59 ± 0.37 a	2.39 ± 0.56 a
Plantas no inoculadas	1.60 ± 0.71 b	0.35 ± 0.16 b	1.65 ± 0.74 b	0.45 ± 0.20 b	0.55 ± 0.24 b
Total					
Plantas inoculadas	20.44 ± 6.31 a	4.59 ± 1.34 a	19.32 ± 5.74 a	3.57 ± 1.04 a	4.86 ± 1.40 a
Plantas no inoculadas	2.91 ± 1.18 b	0.55 ± 0.23 b	3.57 ± 1.42 b	1.19 ± 0.47 b	1.20 ± 0.48 b
<i>Q. castanea</i> Née					
Parte aérea					
Plantas inoculadas	15.58 ± 3.86 a	1.28 ± 0.32 a	8.68 ± 2.15 a	14.05 ± 3.48 a	5.11 ± 1.27 a
Plantas no inoculadas	2.07 ± 0.74 b	0.30 ± 0.11 b	1.46 ± 0.52 b	2.47 ± 0.88 b	0.81 ± 0.29 b
Raíz					
Plantas inoculadas	14.99 ± 4.52 a	3.75 ± 1.13 a	13.38 ± 4.04 a	2.68 ± 0.81 a	4.28 ± 1.29 a
Plantas no inoculadas	3.82 ± 1.42 b	0.68 ± 0.25 b	3.55 ± 1.32 b	0.55 ± 0.20 b	1.23 ± 0.46 b
Total					
Plantas inoculadas	30.57 ± 5.29 a	5.02 ± 1.11 a	22.07 ± 4.15 a	16.73 ± 3.41 a	9.39 ± 1.61 a
Plantas no inoculadas	5.89 ± 1.96 b	0.99 ± 0.33 b	5.01 ± 1.69 b	3.02 ± 1.02 b	2.04 ± 0.67 b

Los datos son promedios ± error estándar de la media (n=12). Valores con la misma letra en la misma columna para cada especie forestal no son diferentes según Tukey (P≤0.05).

La mejora en el crecimiento e incremento en el contenido de nutrientes han sido reportados en plántulas de *P. pinaster* inoculadas con *P. tinctorius* (Pers.) Coker & Couch (Lamhamedi *et al.*, 1992), *Rhizopogon roseolus* (Vittad.) M. Lange (Gobert y Plassard, 2002; Casarin *et al.*, 2004), con una mezcla de *Suillus bovinus* (Pers.) Roussel, *Laccaria laccata* (Scop.) y *Lactarius deterrimus* Gröger, y con una mezcla de *P. tinctorius* y *Scleroderma citrinum* Pers. (Sousa *et al.* 2012); Carrasco-Hernández *et al.* (2011) mencionan mayor contenido de N, P, y K en biomasa de *P. patula* y *P. pseudostrobus* al ser inoculados con especies del género *Laccaria* y *Hebeloma*; Martínez-Reyes *et al.* (2012) reportaron mayor contenido total de N, P, K, Ca y Mg, así como una eficiencia alta para el transporte de P, K y Mg a la parte aérea de las plantas de *P. greggii* inoculadas con *Hebeloma mesophaeum*; y Sánchez-Zabala *et al.*, (2013) observaron incrementos de altura, diámetro de tallo, y niveles altos de carbohidratos solubles y aminoácidos al inocular plantas de *P. pinaster* con *P. arhizus* (Scop.), *L. deliciosus* (L: Fr) S.F. Gray, *L. quieticolor* Romagn. y *S. luteus* Fr. S.F.

Asimismo, Núñez *et al.* (2006) reportaron que la micorrización de *Quercus ilex* L. y *Quercus faginea* con *Tuber melanosporum* mejoró el crecimiento de las plántulas, sobre todo la de los brotes, la absorción de agua de las plantas durante la sequía del verano, y la absorción de P total; y Sebastiana *et al.* (2013) reportaron un aumento significativo en el área foliar, peso seco, contenido de N y pigmentos fotosintéticos, y las plantas micorrizadas mostraron una mayor capacidad fotosintética y eficiencia del uso del agua, así como un aumento de la supervivencia y el crecimiento durante el primer año después del trasplante. Se ha

demostrado que la mejora de la competitividad de las plantas después del trasplante se debe a la acumulación de mayores reservas de nutrientes durante el cultivo en vivero, lo que aumenta significativamente el crecimiento y la absorción de nutrientes en las plantas mediante la estimulación del desarrollo del sistema radical (Quoreshi, 2003).

La translocación de K, Ca, Mg y micronutrientes ha sido escasamente estudiada en muchos HEC. Sin embargo, se ha demostrado que especies como *Paxillus involutus* (Batsch) Fr., *Tuber melanosporum* Vitt. o *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker & Couch inducen una mayor capacidad de absorción y transporte de K, Ca y Mg a través del micelio (Jentschke *et al.*, 2000; 2001; Ramos *et al.*; 2009).

El potasio (K⁺), que representa el tercer macronutriente mineral primario y el catión más abundante en una célula vegetal, es fundamental para la nutrición y el crecimiento de las plantas. Los datos recientes de secuenciación confirman la presencia de todo un conjunto de transportadores de K⁺ en HEC, entre las que se incluyen miembros de la familia Trk/Ktr/HKT, KUP/HAK y canales de la familia TOK (Casieri *et al.*, 2013). La acumulación de K⁺ por las plantas está garantizada por un conjunto de diferentes sistemas de transporte que contribuyen a mantener las concentraciones citosólicas de 60-150 mM (Leigh y Jones 1984). Jentschke *et al.* (2001) reportaron que por lo menos el 5-6 % de K⁺ total en plantas de *Picea abies* es proporcionado por el hongo *P. involutus*. Asimismo, se ha reportado una mejora en la homeostasis bajo estrés salino en *Populusxcanescens* por efecto de la ectomicorriza de *P. involutus* (Li *et al.*, 2012)

García *et al.* (2014), mencionaron un incremento de aproximadamente el 35% en el contenido de K⁺ de las raíces y brotes de *Pinus pinaster* por efecto de la colonización de *Hebeloma cylindrosporum* vía el transportador HcTrk1. La acumulación de Ca como oxalato de Ca se observó en el micelio extraradical de raíces ectomicorrízicas de *Pinus radiata* y *Eucalyptus marginata* (Malajczuk y Cromack, 1982). Ramos *et al.* (2009), reportaron que las raíces colonizadas con *Pisolithus* sp. en *Eucalyptus globulus* tuvieron mayor capacidad para la captación de Ca²⁺.

Por otra parte, los contenidos totales de Fe, Cu, Zn, Mn y B, fueron de 3.5, 2.0, 3.0, 2.2 y 4.0 veces mayor en *P. oaxacana*; y de 6.2, 2.0, 4.1, 3.8 y 6.3 veces en *Q. castanea*, respectivamente, en las plantas inoculadas que en las no inoculadas (Cuadro 3.4). Sin embargo, la translocación de los micronutrientes ha sido escasamente estudiada para los HEC, sin embargo estos son esenciales en diversos procesos vegetales.

El Fe es un micronutriente esencial en procesos celulares básicos como la fotosíntesis, respiración y la síntesis de ADN (Greenshields *et al.*, 2007). Es un elemento necesario en la síntesis de clorofila, y forma parte esencial del citocromo, el cual actúa como portador de electrones en la fotosíntesis y en la respiración. Sirve como un catalizador en la división celular y en los procesos de crecimiento. Forma parte esencial de la ferredoxina, la nitrato reductasa y la nitrogenasa, y es un activador de otras enzimas (Castellanos *et al.*, 2000). A pesar de que es un elemento abundante en la corteza terrestre, su disponibilidad es limitada ya que se encuentra en formas insolubles (Haselwandter *et al.*, 2011). De acuerdo a esto,

casi todos los microorganismos son capaces de producir sideróforos para la movilización del ión férrico. El tipo de sideróforos producidos por los HEC pertenecen al grupo de los hidroxamatos (Haselwandter y Winkelmann, 2007), como las ferricrocinas en *Cenococcum geophilum* (Haselwandter y Winkelmann, 2002); ferricrocinas y ferrocromo en *Suillus variegatus* (Moberg *et al.*, 2003); fusígeno, ferrocromo, coprogeno y triacetilfusarinina C en *S. ganulatus*, y fusígeno, ferricrocina y coprogeno en *S. luteus* (Haselwandter *et al.*, 2011); y ferricrocina por el micelio extramatricial de *Hebeloma crustuliniforme* en simbiosis con *Pinus sylvestris* (Van Hees *et al.*, 2006).

La función del Cu es participar como coenzima en varios sistemas enzimáticos involucrados en formar y convertir aminoácidos. Es componente de los cloroplastos y participa activamente en la síntesis de clorofila, proteínas y polifenoloxidasas. El Zn es un elemento esencial en la síntesis de proteína y participa activamente en la formación de almidones, forma parte de muchas enzimas y activa el alcohol deshidrogenasa, ácido glutámico deshidrogenasa y carbopeptidasa (Castellanos *et al.*, 2000). El primer transportador identificado que facilita la difusión de Zn (HcZnT1) fue en *Hebeloma cylindrosporum* y se localiza en la membrana del micelio extraradical. Estos transportadores pueden desempeñar un papel en la homeostasis de Zn, protegiendo al mico y fitobionte de estrés por Zn. Análisis del genoma de *T. melanosporum* han permitido la identificación de 58 transportadores de metales (Bolchi *et al.*, 2011).

Cuadro 3.4. Contenido de micronutrientes en el tejido vegetal de dos especies forestales inoculadas o no con *L. trichodermophora*, 390 días después de la siembra.

Especie y parte de la planta	Fe	Cu	Zn	Mn	B
	mg planta ⁻¹				
<i>P. oaxacana</i> Mirov					
Parte aérea					
Plantas inoculadas	0.16 ± 0.06 a	0.005 ± 0.002 a	0.16 ± 0.05 a	0.98 ± 0.34 a	0.16 ± 0.05 a
Plantas no inoculadas	0.03 ± 0.01 b	0.001 ± 0.001 b	0.05 ± 0.02 b	0.34 ± 0.13 b	0.04 ± 0.01 b
Raíz					
Plantas inoculadas	2.56 ± 0.60 a	0.010 ± 0.003 a	0.11 ± 0.03 a	0.20 ± 0.05 a	0.16 ± 0.04 a
Plantas no inoculadas	0.75 ± 0.34 b	0.006 ± 0.003 b	0.04 ± 0.02 b	0.19 ± 0.08 a	0.04 ± 0.02 b
Total					
Plantas inoculadas	2.73 ± 0.66 a	0.015 ± 0.004 a	0.27 ± 0.08 a	1.19 ± 0.39 a	0.32 ± 0.09 a
Plantas no inoculadas	0.78 ± 0.35 b	0.008 ± 0.003 b	0.09 ± 0.03 b	0.53 ± 0.21 b	0.08 ± 0.03 b
<i>Q. castanea</i> Née					
Parte aérea					
Plantas inoculadas	0.16 ± 0.04 a	0.003 ± 0.001 a	0.13 ± 0.03 a	3.15 ± 0.78 a	0.28 ± 0.07 a
Plantas no inoculadas	0.02 ± 0.01 b	0.002 ± 0.001 a	0.02 ± 0.01 b	0.43 ± 0.15 b	0.05 ± 0.02 b
Raíz					
Plantas inoculadas	2.25 ± 0.68 a	0.021 ± 0.006 a	0.20 ± 0.06 a	0.65 ± 0.20 a	0.48 ± 0.15 a
Plantas no inoculadas	0.37 ± 0.14 b	0.006 ± 0.002 b	0.05 ± 0.02 b	0.57 ± 0.21 a	0.07 ± 0.03 b
Total					
Plantas inoculadas	2.42 ± 0.67 a	0.024 ± 0.006 a	0.33 ± 0.06 a	3.81 ± 0.76 a	0.76 ± 0.15 a
Plantas no inoculadas	0.39 ± 0.14 b	0.008 ± 0.003 b	0.08 ± 0.03 b	1.00 ± 0.33 b	0.12 ± 0.04 b

Los datos son promedios ± error estándar de la media (n=12). Valores con la misma letra en la misma columna para cada especie forestal no son diferentes según Tukey (P≤0.05).

El Mn participa en la fotosíntesis, fotólisis del agua, en la asimilación de CO₂, en las reacciones de óxido-reducción, así como en la absorción y transporte de N, P, Ca y Mg. Por su parte, el B cumple con diversas funciones metabólicas, entre las que destacan la síntesis de hormonas y regulación de auxinas, transporte de carbohidratos y desarrollo apical del tallo y raíz (Castellanos *et al.*, 2000).

Hasta el momento no existen reportes sobre la inoculación de *L. trichodermophora* en las especies *P. oaxacana* y *Q. castanea*, por lo que los estudios obtenidos documentan por primera vez la caracterización de las ectomicorrizas y el efecto de su inoculación en crecimiento y contenido nutrimental. Asimismo, dado su comestibilidad y abundancia en los bosques, la especie *L. trichodermophora* representa un recurso que puede ser aprovechado a gran escala (Montoya, 2008; Garibay-Orijel, 2009).

3.5 CONCLUSIONES

Se documenta por primera ocasión, la identificación molecular y la caracterización morfológica de los morfotipos de la ectomicorriza y el efecto de la inoculación del hongo comestible ectomicorrízico *L. trichodermophora* en las especies *P. oaxacana* y *Q. castanea*. Las plantas inoculadas presentaron incrementos conspicuos en biomasa de parte aérea, raíz y contenido de macro y micronutrientes, respecto a las plantas no inoculadas. En general, *L. trichodermophora* fue eficiente en la movilización de nutrientes a la parte aérea y raíz de *P. oaxacana* y *Q. castanea*. Un alto porcentaje de colonización, por *L. trichodermophora*, se observó en todo el cepellón. La caracterización morfológica

de los morfotipos de la ectomicorriza, la formación de esporomas y la comparación de las secuencias de ADN de *L. trichodermophora*, 390 días después de la inoculación, corrobora la colonización de la especie inoculada. Debido a los altos porcentajes de colonización y efecto benéfico registrado, se considera que el HEC comestible *L. trichodermophora* tiene potencial para su uso como fuente de inóculo en los programas de producción de planta forestal de *P. oaxacana* y *Q. castanea* en México.

3.6 LITERATURA CITADA

- Agerer, R. 1995. Anatomical characteristics of identified ectomycorrhizas: an attempt towards a natural classification. *In*: Varma, A., K., and B. Hock (eds). Mycorrhiza: Structure, function, molecular biology and biotechnology. Springer, Berlin, Heidelberg. pp: 685-734.
- Agerer, R., and G. Rambold. 2014. 2004–2015. DEEMY–An Information System for Characterization and Determination of Ectomycorrhizae. URL: <http://www.deemy.de>. 15 de septiembre de 2015.
- Altschul, S., F., T. L. Madden, A. A. Schäffer, J. Zhang, Z. Zhang, W. Miller, and D. J. Lipman. 1997. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Res.* 25: 3389-3402.
- Benucci, G., M., N., A. G. Csorbai, L. B. Falini, M. Bencivenga, G. Di Massimo, and D. Donnini. 2012. Mycorrhization of *Quercus robur* L., *Quercus cerris* L. and *Corylus avellana* L. seedlings with *Tuber macrosporum* Vittad. *Mycorrhiza* 22: 639-646.
- Bolchi, A., R. Ruotolo, G. Marchini, E. Vurro, L. S. di Toppi, A. Kohler, E. Tisserant, F. Martin, and S. Ottonello. 2011. Genome-wide inventory of metal homeostasis-related gene products including a functional phytochelatin

synthase in the hypogeous mycorrhizal fungus *Tuber melanosporum*. Fungal Genet. Biol. 48: 573-584.

Brundrett, M. 2004. Diversity and classification of mycorrhizal associations. Biol. Rev. 79: 473-495.

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 and Soil 320: 37-77.

Carrasco-Hernández, V., J. Pérez-Moreno, V. Espinosa-Hernández, J. J. Almaraz-Suárez, R. Quintero-Lizaola, y M. Torres Aquino. 2011. Contenido de nutrientes e inoculación con hongos ectomicorrízicos comestibles en dos pinos neotropicales. Rev. Chil. Hist. Nat. 84: 83-96.

Casarin, V., C. Plassard, P. Hinsinger, and J. C. Arvieu. 2004. Quantification of ectomycorrhizal effects on the bioavailability and mobilization of soil P in the rhizosphere of *Pinus pinaster*. New Phytol. 163:177-195.

Casieri, L., N. A. Lahmidi, J. Doidy, C. Veneault-Fourrey, A. Migeon, L. Bonneau, P. E Courty, K. García, M. Charbonnier, A. Delteil, A. Brun, S. Zimmermann, C. Plassard, and D. Wipf. 2013. Biotrophic transportome in mutualistic plant–fungal interactions. Mycorrhiza 23: 597-625.

Castellanos, J., Z., J. X. Uvalle-Bueno, y A. Aguilar-Santelises. 2000. Manual de interpretación de análisis de suelos y aguas. Instituto de Capacitación para la Productividad Agrícola. 226 p.

Chalot, M., and C. Plassard. 2011. Ectomycorrhiza and nitrogen provision to the host tree. *In*: Polacco, J., C., and C. D. Todd (eds). Ecological aspects of nitrogen metabolism in plants. Wiley, Hoboken, NJ. pp: 69-64.

Christophe, C., T. Marie-Pierre, U. Stéphane, L. Elisabeth, K. Antoine, and F. K. Pascale. 2010. *Laccaria bicolor* S238N improves Scots pine mineral nutrition

- by increasing root nutrient uptake from soil minerals but does not increase mineral weathering. *Plant and soil* 328: 145-154.
- Couturier, J., B. Montanini, F. Martin, A. Brun, D. Blaudez, and M. Chalot. 2007. The expanded family of ammonium transporters in the perennial poplar plant. *New Phytol.* 174: 137-150.
- Danell, E., and F. J. Camacho. 1997. Successful cultivation of the golden chanterelle. *Nature* 385: 303.
- De la Paz, O., C. 1982. Estructura anatómica de cinco especies del género *Quercus*. *Bol. Técn. Inst. Nac., Invest. Forest., México*, No. 88.
- Debaud, J., C., and G. Gay. 1987. *In vitro* fruiting under controlled conditions of the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum* associated with *Pinus pinaster*. *New Phytol.* 105: 429-436.
- Devine, W., D. 2009. Mycorrhizas on nursery and field seedlings of *Quercus garryana*. *Mycorrhiza* 19: 149-158.
- Dietz, S., J. von Bülow, E. Beitz, and U. Nehls. 2011. The aquaporin gene family of the ectomycorrhizal fungus *Laccaria bicolor*: lessons for symbiotic functions. *New Phytol.* 190: 927-940.
- Fini, A., P. Frangi, G. Amoroso, R. Piatti, M. Faoro, C. Bellasio, and F. Ferrini. 2011. Effect of controlled inoculation with specific mycorrhizal fungi from the urban environment on growth and physiology of containerized shade tree species growing under different water regimes. *Mycorrhiza* 21: 703-719.
- Galindo-Flores, G., C. Castillo-Guevara, A. Campos-López, y C. Lara. 2015. Caracterización de las ectomicorrizas formadas por *Laccaria trichodermophora* y *Suillus tomentosus* en *Pinus montezumae*. *Bot. Sci.* 93: 855-863.
- Garcia, K., A. Delteil, G. Conéjéro, A. Becquer, C. Plassard, H. Sentenac, and S. Zimmermann. 2014. Potassium nutrition of ectomycorrhizal *Pinus pinaster*.

- overexpression of the *Hebeloma cylindrosporium* HcTrk1 transporter affects the translocation of both K⁺ and phosphorus in the host plant. *New Phytol.* 201: 951-960.
- Garibay-Orijel, R., M. Martínez-Ramos, y J. Cifuentes. 2009. Disponibilidad de esporomas de hongos comestibles en los bosques de pino-encino de Ixtlán de Juárez, Oaxaca. *Rev. Mex. Biodiv.* 80: 521-534.
- Gernandt, D., S., y J. A. Pérez-de la Rosa. 2014. Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Rev. Mex. Biodivers.* 85: 126-133.
- Gobert, A., and C. Plassard. 2002. Differential NO₃⁻ dependent patterns of NO₃⁻ uptake in *Pinus pinaster*, *Rhizopogon roseolus* and their ectomycorrhizal association. *New Phytol.* 154: 509-516.
- Greenshields, D., L., G. Liu, J. I. E. Feng, G. Selvaraj, and Y. Wei. 2007. The siderophore biosynthetic gene SID1, but not the ferroxidase gene FET3, is required for full *Fusarium graminearum* virulence. *Mol. Plant Pathol.* 8: 411-421.
- Haselwandter, K., and G. Winkelmann. 2002. Ferricrocin-an ectomycorrhizal siderophore of *Cenococcum geophilum*. *BioMetals* 15:73-77.
- Haselwandter, K., and G. Winkelmann. 2007. Siderophores of symbiotic fungi. *In*: Chincholkar, S., B., and A. Varma (eds). *Microbial siderophores. Soil biology series.* Springer, Berlin. pp: 91-103.
- Haselwandter, K., G. Häninger, and M. Ganzera. 2011. Hydroxamate siderophores of the ectomycorrhizal fungi *Suillus granulatus* and *S. luteus*. *Biometals* 24: 153-157.
- He, X. H., W. R. Horwath, R. J. Zasoski, Z. Aanderud, and C. S. Bledsoe. 2007. Nitrogen sink strength of ectomycorrhizal morphotypes of *Quercus douglasii*, *Q. garryana*, and *Q. agrifolia* seedlings grown in a northern California oak woodland. *Mycorrhiza* 18: 33-41.

- Ingleby, K., P. A. Mason, F. T. Last, and L. V. Fleming. 1990. Identification of ectomycorrhizas. ITE Research Publication No. 5. HMSO, London. 112 p.
- Jentschke, G., B. Brandes, A. J. Kuhn, W. H. Schröder, and D. L. Godbold. 2001. Interdependence of phosphorus, nitrogen, potassium and magnesium translocation by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. *New Phytol.* 149: 327-337.
- Jentschke, G., B. Brandes, A. J. Kuhn, W. H. Schröder, J. S. Becker, and D. L. Godbold. 2000. The mycorrhizal fungus *Paxillus involutus* transports magnesium to Norway spruce seedlings. Evidence from stable isotope labeling. *Plant and Soil*, 220: 243-246.
- Jonsson, L., M., M. C. Nilsson, D. A. Wardle, and O. Zackrisson. 2001. Context dependent effects of ectomycorrhizal species richness on tree seedling productivity. *Oikos* 93: 353-364.
- Lamhamedi, M., S., P. Y. Bernier, and J. A. Fortín. 1992. Growth, nutrition and response to water stress of *Pinus pinaster* inoculated with ten dikaryotic strains of *Pisolithus* sp. *Tree Physiol.* 10: 153-167.
- Leigh, R., A., and R. G. W. Jones. 1984. A hypothesis relating critical potassium concentrations for growth to the distribution and function of this ion in the plant cell. *New Phytol.* 97:1-13.
- Li, J., S. Bao, Y. Zhang, X. Ma, M. Mishra-Knyrim, J. Sun, G. Sa, X. Shen, A. Polle, and S. Chen. 2012. *Paxillus involutus* strains MAJ and NAU mediate K⁺/Na⁺ homeostasis in ectomycorrhizal *Populusxcanescens* under NaCl stress. *Plant Physiol.* 159: 1771-1786.
- Llorente-Bousquets, J., y S. Ocegueda. 2008. Estado del conocimiento de la biota. *In: Soberanes, J., G. Halfter, and J. Llorente-Bousquets (eds). Capital natural de México: Conocimiento actual de la biodiversidad. Volume 1. México. pp: 238-322.*

- Malajczuk, N., and K. Cromack. 1982. Accumulation of calcium oxalate in the mantle of ectomycorrhizal roots of *Pinus radiata* and *Eucalyptus marginata*. *New Phytol.* 92: 527-531.
- Manos, P., S., J. J. Doyle, and K. C. Nixon. 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 12: 333-349.
- Martin, F., y U. Nehls. 2009. Harnessing ectomycorrhizal genomics for ecological insights. *Curr. Opin. Plant. Biol.* 12: 508-515.
- Martínez-Reyes, M., J. Pérez-Moreno, L. Villarreal-Ruiz, R. Ferrera-Cerrato, B. Xoconostle-Cázares, J. J. Vargas-Hernández, y M. Honrubia-García. 2012. Crecimiento y contenido nutrimental de *Pinus greggii* Engelm. inoculado con el hongo comestible ectomicorrízico *Hebeloma mesophaeum* (Pers.) Quél. *Rev. Chapingo. Ser. Cie.* 18: 183-192.
- Mirov, N., T. 1958. *Pinus oaxacana*, a new species from México. *Madroño* 14: 145-150.
- Moberg, M., S. J. M. Holmström, U. S. Lundström, and K. E. Markides. 2003. Novel approach to the determination of structurally similar hydroxamate siderophores by column-switching capillary liquid chromatography coupled to mass spectrometry. *J. Chromatogr. A.* 1020: 91-97.
- Montoya, A., A. Kong, R. Garibay-Orijel, C. Méndez-Espinoza, R. E. Tulloss, and A. Estrada-Torres. 2014. Availability of Wild Edible Fungi in La Malinche National Park, Mexico. *J. Mycol.* 241806: 15.
- Narave, N., H., y K. Taylor. 1997. La familia Pinaceae. Flora de Veracruz, Fascículo 98. Instituto de Ecología, Xalapa, Ver., México. 50 p.
- Núñez, J., A., D., J. S. Serrano, J. A. R. Barreal, and J. A. S. O. González. 2006. The influence of mycorrhization with *Tuber melanosporum* in the afforestation

- of a Mediterranean site with *Quercus ilex* and *Quercus faginea*. For. Ecol. Manage. 231: 226-233.
- Núñez, J., A., D., R. P. González, J. A. R. Barreal, and J. A. S. González. 2008. The effect of *Tuber melanosporum* Vitt. mycorrhization on growth, nutrition, and water relations of *Quercus petraea* Liebl., *Quercus faginea* Lamk., and *Pinus halepensis* Mill. seedlings. New Forests 35: 159-171.
- Oliveira, R., S., A. R. Franco, and P. M. Castro. 2012. Combined use of *Pinus pinaster* plus and inoculation with selected ectomycorrhizal fungi as an ecotechnology to improve plant performance. Ecol. Eng. 43: 95-103.
- Otsing, E., and L. Tedersoo. 2015. Temporal dynamics of ectomycorrhizal fungi and persistence of *Tuber melanosporum* in inoculated *Quercus robur* seedlings in North Europe. Mycorrhiza 25: 61-66.
- Palfner, G. 1994. Charakterisierung und Identifizierung einiger Ektomykorrhizen an Eiche (*Quercus robur* L.) in Slowenien. Dipl. Thesis Univ. München.
- Parladé, J., y J. Pera. 2005. Inoculación controlada con hongos ectomicorrícicos en la producción de planta destinada a repoblaciones forestales: estado actual en España. Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales 14: 419-433.
- Pérez-Moreno, J. 2012. Los hongos comestibles ectomicorrícicos y su biotecnología. In: Sánchez, J., E., and G. Mata (eds). Hongos comestibles y medicinales en Iberoamérica: Investigación y desarrollo en un entorno multicultural. ECOSUR-INECOL, México. pp. 19-28.
- Pérez-Moreno, J., and M. Martínez-Reyes. 2014. Edible Ectomycorrhizal Mushrooms: Biofactories for Sustainable Development. In: Guevara-González, R., y I. Torres-Pacheco (eds). Biosystems Engineering: Biofactories for Food Production in the Century XXI. Springer International Publishing. pp: 151-233.
- Perry Jr., J., P. 1991. The pines of Mexico and Central America. Timber Press. Portland, Oregon, USA. 231 p.

- Quoreshi, A., M. 2003. Nutritional preconditioning and ectomycorrhizal formation of *Picea mariana* (Mill.) BSP seedlings. *Eurasian J. For. Res.* 6: 1-63.
- Quoreshi, A., M., and D. P. Khasa. 2008. Effectiveness of mycorrhizal inoculation in the nursery on root colonization, growth, and nutrient uptake of aspen and balsam poplar. *Biomass Bioenerg.* 32: 381-391.
- Ramos, A., C., P. T. Lima, P. N. Dias, M. C. M. Kasuya, and J. A. Feijó. 2009. A pH signaling mechanism involved in the spatial distribution of calcium and anion fluxes in ectomycorrhizal roots. *New Phytol.* 181: 448-462.
- Ramos, A., C., P. T. Lima, P. N. Dias, M. Catarina, M. Kasuya, and J. A. Feijó. 2009. A pH signaling mechanism involved in the spatial distribution of calcium and anion fluxes in ectomycorrhizal roots. *New Phytol.* 181: 448-462.
- Read, D., J., and J. Pérez-Moreno. 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems-a journey towards relevance?. *New Phytol.* 157: 475-492.
- Rincón, A., I. F. Alvarez, and J. Pera. 2001. Inoculation of containerized *Pinus pinea* L. seedlings with seven ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 11: 265-271.
- Rincón, A., M. R. De Felipe, and M. Fernández-Pascual. 2007. Inoculation of *Pinus halepensis* Mill. with selected ectomycorrhizal fungi improves seedling establishment 2 years after planting in a degraded gypsum soil. *Mycorrhiza* 18: 23-32.
- Romero, R., S., E. Rojas Z., y L. E. Rojas L. 2015. Encinos de México (*Quercus*, Fagaceae). Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 298 p.
- Romero, R., S., E. Rojas Z., y M. L. Aguilar E. 2002. El género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de México. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 89: 551-593.
- Sánchez-Zabala, J., J. Majada, N. Martín-Rodrigues, C. González-Murua, U. Ortega, M. Alonso-Graña, O. Arana, and M. K. Duñabeitia. 2013. Physiological

- aspects underlying the improved outplanting performance of *Pinus pinaster* Ait. seedlings associated with ectomycorrhizal inoculation. *Mycorrhiza* 23: 627-640.
- Santiago-Martínez, G., A. Estrada-Torres, L. Varela, y T. Herrera. 2003. Crecimiento en siete medios nutritivos y síntesis *in vitro* de una cepa de *Laccaria bicolor*. *Agrociencia* 37: 575-584.
- SAS, S. 1999. STAT User's guide (Versión 8.0). Cary NC, USA. SAS Inst.
- Sebastiana, M., V. T. Pereira, A. Alcântara, M. S. Pais, and A. B. Silva. 2013. Ectomycorrhizal inoculation with *Pisolithus tinctorius* increases the performance of *Quercus suber* L. (cork oak) nursery and field seedlings. *New Forests* 44: 937-949.
- Smith, S., and D. Read. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. Third edition. Elsevier press. 814 p.
- Sousa, N., R., A. R. Franco, R. S. Oliveira, and P. M. Castro. 2012. Ectomycorrhizal fungi as an alternative to the use of chemical fertilisers in nursery production of *Pinus pinaster*. *J. Environ. Manage.* 95: S269-S274.
- Southworth, D., E. M. Carrington, J. L. Frank, P. Gould, C. A. Harrington, and W. D. Devine. 2009. Mycorrhizas on nursery and field seedlings of *Quercus garryana*. *Mycorrhiza* 19: 149-158.
- Trappe, J., M., and A. W. Claridge. 2010. The hidden life of truffles. *Sci. Am.* 302: 78-82.
- Valencia, A., S., y G. Flores-Franco. 2006. Catálogo de Autoridad Taxonómica del género *Quercus*, Fagaceae en México. Facultad de Ciencias, UNAM. Base de datos del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Proyecto CS008. México, D.F.

- Valencia, S. 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. Bol. Soc. Bot. Mex. 75: 33-53.
- van Hees, P., A., W., A. Rosling, S. Essen, D. L. Godbold, D. L. Jones, and R. D. Finlay. 2006. Oxalate and ferricrocin exudation by the extramatrical mycelium of an ectomycorrhizal fungus in symbiosis with *Pinus sylvestris*. New Phytol. 169: 367-377.
- Wang, Y., and I. R. Hall. 2004. Edible ectomycorrhizal mushrooms: Challenges and achievements. Can. J. Bot. 82: 1063-1073.
- Wei, J., D. Peršoh, and R. Agerer. 2010. Four ectomycorrhizae of Pyronemataceae (Pezizomycetes) on Chinese Pine (*Pinus tabulaeformis*): morpho-anatomical and molecular-phylogenetic analyses. Mycol. Progress 9: 267-280.
- White, T., J., T. Bruns, S. Lee, and J. Taylor. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis, M., A., D. H. Gelfand, J. J. Sninsky, and T. J. White (eds). PCR protocols-a guide to methods and applications: Academic Press, San Diego, Cal. pp: 315-322.
- Yun, W., and I. R. Hall. 2004. Edible ectomycorrhizal mushrooms: challenges and achievements. Can. J. Bot. 82: 1063-1073.

CAPITULO IV

CONOCIMIENTO TRADICIONAL Y USO DE LOS HONGOS SILVESTRES EN EL GRUPO MIXTECO DE OAXACA, MÉXICO

4.1 RESUMEN

México es un importante reservorio mundial de conocimiento tradicional de los hongos silvestres, derivado de su riqueza biológica y cultural. Sin embargo, el conocimiento científico formal etnomicológico aún es incipiente y con riesgo de perderse, ya que existen grupos étnicos y regiones que no han sido estudiadas a detalle; una erosión del conocimiento tradicional ancestral por la pérdida de regiones boscosas; conspicuos y rápidos procesos de aculturación; y alta migración de la población rural a las ciudades y al extranjero. Los Mixtecos, considerado el tercer grupo más numeroso en México, poseen una tradición ancestral en el uso y conocimiento de los hongos silvestres, como se revela en el *Códice yuta tnoho*. Paradójicamente, a la fecha no existe un estudio etnomicológico detallado de los mixtecos. En el presente trabajo se presentan los resultados de un estudio etnomicológico relacionado con el uso de los hongos silvestres en cuatro comunidades de la Mixteca Alta de Oaxaca, México. Con el fin de comprender la importancia cultural de los hongos silvestres en los mixtecos, se realizó el estudio mediante un enfoque cualitativo a través de la observación participante, visitas etnomicológicas y entrevistas con informantes clave en cuatro comunidades de la región mixteca de Oaxaca. Se identificaron 130 especies de hongos silvestres en bosques de pino, encino, bosque tropical caducifolio y

pastizal. Setenta y nueve especies son comestibles, 26 se consumen localmente, 93 especies son ectomicorrízicas, seis especies tienen uso lúdico, 22 son especies son tóxicas, y 28 especies tienen potencial farmacológico. Se detectó un profundo y exacto conocimiento morfológico, taxonómico, fenológico, ecológico, gastronómico y lúdico relacionado con los hongos silvestres en las comunidades de estudio. En este contexto, el uso y manejo sostenible de los hongos silvestres puede ser una alternativa para el desarrollo integral local, solo si los conocimientos culturales y cosmovisión son incorporados en los programas regionales.

Palabras clave: Etnomicología, Códice *yuta tnoho*, hongos silvestres comestibles.

4.2 INTRODUCCIÓN

México se considera un país megadiverso ya que cuenta con aproximadamente 10% de la diversidad terrestre del planeta (1.8 millones de especies animales y vegetales) (Llorente y Ocegueda, 2008). Respecto a la diversidad de hongos, Hawksworth (1991, 2001) consideró que existen 1.5 millones de especies en el planeta y Guzmán (1998a, b; 2008a) consideró que en México existen más de 200 000 especies de hongos, de los cuales sólo se conocen alrededor de 4%. Adicionalmente, el país es una nación pluricultural, con más de 60 grupos étnicos (Navarrete, 2008). Cada uno de éstos tiene su propia lengua, cosmovisión y manejo de sus recursos naturales. Derivado de esta diversidad biológica y cultural, en más de 12 grupos étnicos, habitantes de zonas templadas y tropicales, se ha mostrado una tendencia micofílica y un profundo conocimiento micológico tradicional en México (Ruan-Soto *et al.*, 2006) con usos alimenticios, medicinales, lúdicos y

religioso-ceremoniales (Guzmán, 1997; 2008b). En el estado de Oaxaca, ubicado en el sureste de México, hay una correlación notable entre riqueza biológica y complejidad cultural. El estado es el área más variada de México en términos de grupos étnicos, con 16 grupos reconocidos de manera oficial. De igual forma, es la zona de mayor pluralidad lingüística en Mesoamérica, tanto a nivel de familias, como de lenguas y variantes lingüísticas (De Ávila, 2004). Desde el punto de vista etnomicológico, los zapotecos son el grupo más estudiado en el estado (Garibay-Orijel *et al.*, 2006; Garibay-Orijel *et al.*, 2007; Garibay-Orijel *et al.*, 2009a; Garibay-Orijel, 2009). Paradójicamente, en el grupo Mixteco que habita en dicho estado de Oaxaca, considerado el tercer grupo indígena con mayor número de hablantes en México (INEGI, 2010a; INALI-DOF, 2010), y en el cual la importancia de los hongos se ha documentado en códices prehispánicos y postcoloniales, no se ha desarrollado un estudio etnomicológico detallado.

Los mixtecos están asentados en un vasto territorio que abarca el estado de Oaxaca, Puebla y Guerrero. La palabra *mixteco* proviene del vocablo náhuatl, cuyo significado es “*habitantes del mixtlan o el lugar de las nubes*”. En la lengua mixteca se denominan *ñuu savi* que significa “*pueblo de la lluvia*” (Alavez, 1988, Mindek, 2003). La lengua mixteca la cual pertenece al grupo lingüístico otomangue es un idioma tonal, es decir que el significado de sus palabras cambia según el tono de pronunciación, y comprende 81 variantes lingüísticas (INALI-DOF, 2008; 2010). La importancia de los hongos en el grupo Mixteco se ha documentado en códices prehispánicos y postcoloniales, entre los que se incluyen: i) *Códice Yuta Tnoho* (Santiago Apoala) o *Códex Vindobonensis Mexicanus I*, el cual tiene su origen

probable en *Ñuu Tnoo* (Santiago Tilantongo), en la Mixteca Alta del estado de Oaxaca (Jansen y Pérez, 2008). Este se considera el primer registro documental vinculado con la importancia cultural de los hongos en México, tiene una antigüedad de más de 500 años y relata, de manera pictográfica, los orígenes míticos del universo mixteco y los rituales asociados con el maíz, pulque y los hongos alucinógenos que conducen al primer amanecer en la era actual (Caso, 1963; Furst, 1978; Ferdinand *et al.* 1992; Jansen y Pérez, 2007); ii) El *Libro de Yodzo Cahí* o *Códice de Yanhuitlán* evidencia el uso de los hongos o "nanacates" entre los mixtecos en la época colonial, cuya práctica era perseguida por la Iglesia Católica. Existe un relato documentado sobre el proceso inquisitorial contra el cacique y dos principales de Yanhuitlán, de 1544 a 1546. El encomendero de Yanhuitlán, Francisco de las Casas, de quien se dice que se alió con don Domingo para echar a los dominicos fuera de Yanhuitlán. Esa tensión dió lugar a que caciques de otros pueblos acusarán a don Domingo de idolatría y de ahí el proceso inquisitorial (Jiménez y Mateos, 1940; Sepúlveda, 1999); iii) El *Lienzo de Zacatepec* o *Códice Mixteco Martínez Gracida*, elaborado entre 1540 y 1560 (Smith, 1973), en el cual se presenta un glifo con un hombre con hongos en la cabeza. La cabeza descansa en la cima de un cerro, en lo que ha sido interpretado como un lugar sagrado en donde se celebraban ceremonias con hongos (Wasson, 1983).

El presente trabajo presenta los resultados de un estudio etnomicológico relacionado con el uso de los hongos silvestres en cuatro comunidades de la Mixteca Alta de Oaxaca, ubicado en el sureste de México. Este tipo de conocimiento posee actualmente un enorme interés debido a los fuertes procesos de

transculturación existentes, así como a las propiedades alimenticias y medicinales, creciente valoración comercial, enorme importancia ecológica y gran potencial biotecnológico del recurso micológico.

4.3 MATERIALES Y MÉTODOS

4.3.1 Área de estudio

Las comunidades de estudio se localizan en la región de la Mixteca Alta del estado de Oaxaca, México (Figura 4.1). La comunidad de San Juan Yuta se ubica en el sur del municipio de San Juan Tamazola, Oaxaca, en las coordenadas geográficas 17°01'23'' latitud norte y 97°10'05'' longitud oeste, a 1640 msnm. El clima predominante es (A) C (w) (semicálido subhúmedo), con temperaturas de 16 a 22° C y con lluvias en verano (800-1500 mm). La comunidad de Santa Catarina Estetla se localiza en el suroeste del municipio de Santa María Peñoles, Oaxaca, en las coordenadas geográficas 17°01'35.63'' latitud norte y 97°05'50.33'' longitud oeste, a 2000 msnm. El clima predominante es (A) C (w) (semicálido subhúmedo), con temperaturas de 14 a 22° C y con lluvias en verano (800-1200 mm). La comunidad de Santa Andrés Yutatio se encuentra en la porción suroeste del municipio de Teozatlán de Segura y Luna, Oaxaca, y se localiza en las coordenadas geográficas 17°36'29.05'' latitud norte y 97°03'37.91'' longitud oeste, a 2000 msnm. El clima predominante es C (w) (templado subhúmedo), con temperaturas de 16 a 24° C y con lluvias en verano (700-900 mm). La comunidad de San Miguel Tulancingo se encuentra al noroeste de la capital del estado de Oaxaca, en las coordenadas geográficas 17°45'1.77'' latitud norte y 97°26'29.40'' longitud oeste,

a una altitud entre 2000 y 2700 m. El clima predominante es C (w) (templado subhúmedo), con temperaturas de 14 a 18° C y con lluvias en verano (600-800 mm) (INEGI, 2010b).



Figura 4.1. Localización del área de estudio. En el mapa del estado de Oaxaca está marcada la región Mixteca con achurado. Asimismo, se marca con una estrella la ciudad capital del estado y con números las comunidades estudiadas: ❶ Santa Catarina Estetla, ❷ San Juan Yuta, ❸ San Andrés Yutatío y ❹ San Miguel Tulancingo. Las principales carreteras se marcan con líneas punteadas.

Los tipos de vegetación característicos en las comunidades de estudio, siguiendo la clasificación de Rzedowski (1978), son los bosques de *Pinus* y *Quercus*, matorrales xerófilos (básicamente esclerófilos), palmares y pequeñas áreas con bosque tropical caducifolio. En los bosques de *Pinus* y *Quercus* se registran 12 especies de pinos y por lo menos 15 de encinos, entre los árboles más

abundantes están: *Pinus oaxacana*, *P. lawsonii*, *P. michoacana*, *P. pseudostrobus*, *P. patula*, *P. montezumae*, *Quercus magnoliifolia*, *Q. castanea*, *Q. affinis*, *Q. urbanii*, *Q. rugosa*, *Q. laurina*, *Q. acutifolia*, *Juniperus flaccida* y *Arbutus xalapensis*. Dentro de estas comunidades se localizan pastizales secundarios de pequeñas extensiones, compuestos por gramíneas, ciperáceas y pequeñas hierbas anuales. Los matorrales esclerófilos perennifolios son florísticamente muy ricos. Las especies que se presentan con mayor frecuencia son: *Comarostaphylis polifolia*, *Forestiera rotundifolia*, *Lindleya mespiloides*, *Garrya ovata*, *Arctostaphylos pungens* y *Amelanchier denticulata*. Palmares secundarios de *Brahea dulcis* y *Brahea nitida* se encuentran en aquellas áreas que están sometidas a quemas periódicas y la tala del bosque de encinos. El bosque tropical caducifolio se encuentra dominado por especies de *Bursera*, *Acacia*, *Leucaena*, *Lysiloma*, *Wimmeria*, *Ceiba*, *Ipomoea* y *Pachycereus*. La agricultura de las comunidades mixtecas es de autoconsumo y marginal. El maíz (*Zea mays* L.), frijol (*Phaseolus vulgaris* L.), calabaza (*Cucurbita* spp.) y chile (*Capsicum annum* L.) constituyen la base de su dieta. Asimismo, la dieta de los mixtecos en estas regiones se complementa con alimentos de recolección, entre los que se incluyen principalmente los hongos silvestres, la cría de animales y, en menor proporción, la caza y la recolecta de insectos.

4.3.2 Trabajo etnomicológico

Durante la temporada de lluvias de 2009 a 2014, se realizaron recorridos de campo en compañía de personas que fueran reconocidas por las comunidades como poseedores de un mayor conocimiento de los elementos silvestres del bosque. Estas personas se seleccionaron a través de la técnica de “bola de nieve”

en una lógica de muestreo teórico (Sandoval, 2002). Se recorrieron diferentes tipos de vegetación y se recolectaron hongos silvestres con importancia cultural. Bajo un método de observación participante, se realizaron entrevistas informales, no estructuradas y semiestructuradas (Bernard, 2011) a los informantes. Se mostraron fotografías y especímenes frescos colectados para cuestionar los nombres comunes de los hongos, datos sobre su comestibilidad, método de preparación y época de recolecta. Asimismo, se indagó sobre otros hongos comestibles conocidos y el hábitat donde se les podía encontrar. Los ejemplares recolectados se fotografiaron, se describieron sus características macro y micromorfológicas, y se herborizaron para su preservación (Cifuentes *et al.*, 1986). La determinación taxonómica del material se realizó utilizando las técnicas propuestas por Largent *et al.* (1980) y Tulloss (1994), además de la consulta de obras como Arora (1979), Phillips (1981), Lincoff (1981), Pérez-Silva y Herrera (1991), Singer *et al.* (1990, 1991, 1992), García-Jiménez *et al.* (2013), Guzmán y Ramírez-Guillén (2001), Kirk *et al.* (2001), Tulloss y Yang (2014), entre otras. La nomenclatura de los nombres científicos de los hongos se basó en el Index Fungorum (2014) y de las plantas en la base de datos de USDA (2014). Los ejemplares etiquetados se depositaron en la Colección Micológica del Área de Microbiología del Colegio de Postgraduados.

Adicionalmente, se efectuó una investigación bibliográfica para recopilar nombres tradicionales, en diferentes variantes lingüísticas, que se han asignado a los hongos por algunas comunidades de la región Mixteca de Oaxaca. Para esto, se revisaron principalmente vocabularios y diccionarios de mixteco-español (De Alvarado, 1962; Dyk y Stoudt, 1973; Pensinger, 1974; SEP, 1979; Kuiper, 2003;

Pérez, 2003; Ferguson, 2007; Caballero, 2011; Beaty *et al.*, 2012; Small y Turner, 2012; Erickson, 2013) publicados por el Instituto Lingüístico de Verano (ILV) en México. La interpretación etimológica de la información presentada en dichos diccionarios se realizó siempre en el contexto de las obras que citaban los vocablos relacionados con los hongos, con base en obras publicadas de la zona [ya que la lengua mixteca presenta 81 variantes lingüísticas (INALI-DOF, 2008; 2010) y los significados de los vocablos cambian entre estas variantes] o con base en la investigación etnomicológica realizada en la región de 2009 a 2013, lo que se facilitó por el hecho de que el primer autor es un hablante mixteco nativo del área de estudio. La escritura de los diferentes términos en la lengua mixteca se basó en la nomenclatura propuesta por los diccionarios de mixteco-español de SEP (1979), Kuiper (2003), Ferguson (2007) y Caballero (2011).

4.4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En general, los nombres que designan especies de hongos se conforman por dos vocablos, una raíz que casi siempre significa “hongo” y un modificador que puede ser un adjetivo o sustantivo. Estos modificadores generalmente indican una cualidad o similitud del hongo con algún elemento del entorno. A veces los modificadores indican una relación ecológica de la especie en cuestión. La fuente más rica de léxico etnobiológico en lengua mixteca es el diccionario compilado en 1593 por evangelizadores dominicos en la región de Teposcolula, estado de Oaxaca (De Alvarado, 1962; De Ávila, 2008) y es donde aparece por primera vez de manera escrita el vocablo “**siye**” para hongos.

En la variante etnolingüística de las comunidades estudiadas, existe una clasificación para las plantas, animales y hongos muy similar a la registrada en 1593 en Teposcolula (De Alvarado, 1962; De Ávila, 2008) y a la de San Juan Diuxi (Kuiper, 2003) en la Mixteca Alta de Oaxaca. Lo anterior corrobora que los grupos básicos de clasificación registrados por Alvarado siguen vigentes en las lenguas mixtecas contemporáneas. Para el caso de los macromicetos u hongos silvestres, el nombre genérico es “*xi’i*”. El vocablo puede traducirse literalmente como “murió o se muere”, tal vez relacionado con la relativamente corta longevidad de los esporomas. El conocimiento tradicional de los hongos es de gran exactitud, desde la perspectiva taxonómica y ecológica occidental. Los habitantes pueden distinguir y nombrar las partes de éstos en la lengua local (Figura 4.2); agruparlos y asignarle uno o dos nombres en mixteco a los hongos más comunes, comestibles o tóxicos; y ubicar con exactitud el hábitat y la fenología de las especies estudiadas. Asimismo, los hongos son separados como organismos distintos de las plantas y animales (Cuadro 4.1). Los distintos tipos de hongos se nombran con sufijos que aluden a una característica particular, asociada a un ente familiar en su universo conocido (flores, animales, colores, olores, hábitats, etc.).

Un caso peculiar en el sistema de clasificación mixteca está constituido por el hongo parásito del maíz. En este caso, el nombre mixteco utilizado para la especie *Ustilago maydis*, el cual es un hongo del orden Ustilaginales consumido en la región, no se incluye el vocablo *xi’i* (hongo), debido a que en las comunidades de estudio no se les considera como tal. El nombre que se designa para la especie es *tikaa maa*, que puede traducirse como “chapulín malo”, y que se relaciona con el color

negro del chapulín (*Sphenarium purpurascens*) o con el líquido café oscuro que expulsan por su aparato bucal estos insectos, lo que es similar al color de las esporas del hongo. En la variante mixteca de San Juan Diuxi se le nombra **txítí**, lo que puede traducirse como “panza o estómago”. Lo anterior corrobora lo mencionado por De Ávila (2008), el cual indica que en las clasificaciones mixtecas la especie *U. maydis* no se relaciona con los hongos.

Valadez (2012) indica que la más temprana mención al *U. maydis* o “cuitlacoche” la encontramos en una obra del siglo XVI: “Historia General de las Cosas de Nueva España”, escrita por Fray Bernardino de Sahagún, indicando que es una anomalía del maíz que lleva a que la mazorca adquiriera un color negruzco y se transforme en algo como lodo. Es aquí donde encontramos la más antigua denominación del hongo “cujtlacochi”, que significa algo como mugre que crece encima (del maíz) y que es molesto. En el centro de México, *U. maydis* es conocido como cuitlacoche o huitlacoche. Su nombre proviene del término náhuatl **cuitlacohtli**, vocablo compuesto de **-cuitla (tl)-**, suciedad, basura, excremento y **-cohtli-** dormido, cuyo significado en consecuencia es suciedad dormida, aparentemente por encontrarse cubierto por las brácteas de la espiga parasitada (Del Campo, 1968). Al igual que en las comunidades de estudio, existen otros grupos étnicos de México que no incluyen a *Ustilago maydis* como hongo: **kjú tha** (perder la mazorca) en Otomí del Estado de México (Estrada-Torres y Aroche, 1987), **xanat kuxi** (flor de maíz) en Totonaco de Veracruz (Chacón 1988), **jaroí** o **jura'** (corazón) en Tepehuano de Durango (González-Elizondo, 1991), **stok 'al ixim**

(tormenta de nubes del maíz) en Tsotsil de Chiapas (Shepard *et al.*, 2008) y *ta'wanal chaak* (excremento del dios *Chaak* (de la lluvia)) (Valadez, 2012).

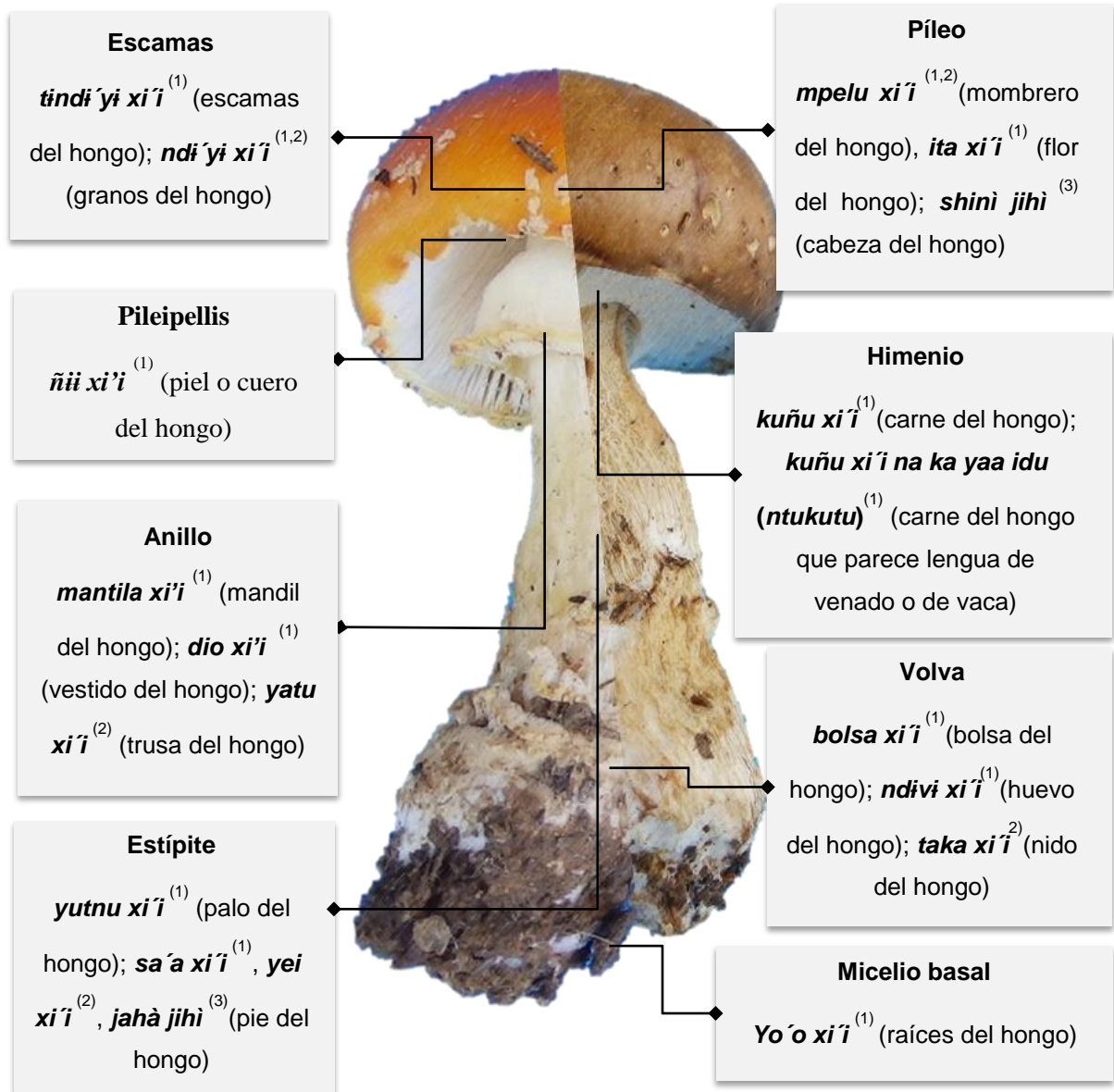


Figura 4.2. Estructura de los hongos Agaricales y Boletales distinguidas por la gente de Santa Catarina Estetla (1), San Juan Yuta (2) y Chalcatongo (3), en la Mixteca Alta, Oaxaca, México.

Cuadro 4.1. Clasificación de los seres vivos por los mixtecos de Santa Catarina Estetla, Oaxaca.

Clasificación general	Nombre Mixteco	Subclases y nombre mixteco
Animales	<i>kiti, ti-</i>	Animal de casa (doméstico) " <i>kiti tata</i> " Animal de campo (silvestre) " <i>kiti yuku</i> " Animal dañino (perjudicial) " <i>kiti kui'na</i> "
Árboles y arbustos ¹	<i>yutnu, tnu-</i>	Pino " <i>tnuyusa</i> ", encino " <i>tnuyaa</i> ", chamizo " <i>tnutau</i> ", carrizo " <i>tnuyoo</i> "
Hierbas	<i>yí'í, ku'ú, yukú</i>	Hierbas " <i>ku'ú</i> ", flor " <i>ita</i> ", pasto " <i>ite</i> "
Hongo	<i>xi'í</i>	Hongo bueno (hongo comestible) " <i>xi'í va'á</i> ", hongo que se come (" <i>xi'í saxio</i> "), Hongo malo (hongo venenoso) " <i>xi'í kue'é</i> ", hongo que no se come " <i>xi'í un tu saxio</i> ", hongo de rana " <i>xi'í la'va</i> ", hongo de sapo " <i>xi'í la'va ndí'yí</i> ", Hongo que sale del tronco seco " <i>xi'í kene nuu ntu'ú</i> ", hongo que sale del tronco de árbol " <i>xi'í kene nuu yutnu</i> ", Hongo que sale del suelo " <i>xi'í kene nuu ñu'ú</i> ", Hongo que sale de estiércol " <i>xi'í nuu ka'ava</i> ", Hongo que sale de la hojarasca " <i>xi'í kene nuu vixí</i> "

¹ Incluye matorrales, monocotiledóneas leñosas y herbáceas robustas.

En los diccionarios de mixteco-español (De Alvarado, 1962; Dyk y Stoudt, 1973; Pensinger, 1974; SEP, 1979; Kuiper, 2003; Pérez, 2003; Ferguson, 2007; Caballero, 2011; Beaty *et al.*, 2012; Small y Turner, 2012; Erickson, 2013), publicados por el Instituto Lingüístico de Verano (ILV) en México, se han registrado diversos nombres específicos de hongos; sin especificar las especies de hongos involucrados. Sin embargo, algunas especies fúngicas pueden ser fácilmente identificadas basadas

en el significado en español y en las semejanzas con los nombres que se usan actualmente en las comunidades de estudio (Cuadro 3.2). Por ejemplo, el vocablo **ji'í váyá** o **ji'í vaya** se refiere a especies comestibles del género *Cantharellus cibarius* s.l.; **xí'í yau** se refiere a diversas especies comestibles del género *Pleurotus*, que incluyen *P. aff. eryngii* y *P. aff. dryinus*; **ji'i [yika tnu_ni'ma ma]** se refiere a diversas especies comestibles del género *Pleurotus* o a *Hohenbuehelia petaloides*; **xiti** es *Ustilago maydis*, **jihì naa** corresponde a *Amanita sect. caesarea*; **jihì landia** es *Lactarius indigo*; **jihì leyu** se refiere a diversas especies comestibles del género *Agaricus*, que incluyen *A. campestris* o *A. pampeanus*; **jihì takà** corresponde a especies comestibles del género *Ramaria*, que incluyen *R. botrytis* o *R. aff. flava*; **jihì yaha** o **ji'í ya'a** se refiere a especies comestibles del género *Russula*, que incluye *R. mexicana*, *R. aff. cyanoxantha*; **jihì kóhló** corresponde a *Neolentinus lepideus*; y **ji'í tîndaku** se refiere a *Hydnum repandum*.

4.4.1 Usos de los hongos

El conocimiento más difundido entre los habitantes de las comunidades, está relacionado con su uso como alimento; sin embargo también existe conocimiento relacionado con los hongos tóxicos y con el uso lúdico de algunas especies.

Cuadro 4.2. Términos genéricos relacionados con los hongos citados en diversos diccionarios mixtecos y regiones geográficas de las variantes lingüísticas en el estado de Oaxaca.

Término	Variantes mixtecas del termino y traducción al inglés	Región y variante lingüística	Diccionario
Noroeste			
<i>siye</i>	Hongos	Teposcolula	De Alvarado (1962)
<i>ji'í</i>	<i>ji'í váyá</i> “hongo anaranjado”	San Miguel El Grande	Dyk y Stoudt (1973)
<i>xí'í</i>	<i>xí'í nda'nda idu</i> , <i>xí'í yau</i> “hongo de maguey”, <i>xiti</i> “huitlacoche”	San Juan Diuxi	Kuiper (2003)
<i>jihì</i>	<i>jihì naa</i> “hongo (grande amarillo comestible)”, <i>jihì ñáá</i> “hongo malo (venenoso)”, <i>jihì ichà</i> “hongo de pasto”, <i>jihì landia</i> “hongo azul”, <i>jihì leyu</i> “champiñón”, <i>jihì martiu</i> “hongo de martillo”, <i>jihì sòho vílu</i> “hongo oreja de gato”, <i>jihì yáa sndiki</i> “hongo lengua de toro”, <i>jihì takà</i> “hongo cuerno de venado”, <i>jihì yaha</i> “hongo de chile”, <i>jihì jahà yunu</i> “hongo del pie de palo”, <i>jihì shàhan</i> “hongo de manteca”, <i>jihì burru</i> “hongo de burro”, <i>jihì kóhló</i> “hongo de guajolote”	Chalcatongo (<i>ñuù ndéyá</i>)	Pérez (2003)
<i>ji'í</i>	<i>ji'i chisun</i> “champiñón”, <i>ji'i [yika tnu_ni'ma ma]</i> “hongo de cazahuate”, <i>ji'in [nuu ñu'ú ma]</i> “hongo de tierra”	Magdalena Peñasco	Erickson (2013)
Noreste			
<i>xí'xi</i>	Hongos	San Juan Coatzospan	Small y Turner (2012)
Suroeste			
<i>ji'í</i>	<i>ji'í ya'á</i> “hongo picante”, <i>ji'í ya'á isu</i> “hongo de venado”, <i>ji'í saa nchaa</i> “hongo de pajarito”, <i>ji'í tìndaku</i> “hongo de gusanitos”, <i>ji'í vaya</i> “hongo amarillo”, <i>ji'í xini</i> “hongo de calavera”	Yosondua	Beaty <i>et al.</i> (2012)
<i>sehie</i>	Hongos	Chayuco	Pensinger (1974)

4.4.1.1 Hongos comestibles

Dentro del universo de hongos silvestres existentes, las personas entrevistadas consumen 26 diferentes tipos de hongos (Cuadro 4.3, Figura 4.3, Figura 4.4). Este es un número de especies inferior al utilizado y reportado en estudios etnomicológicos en otras zonas templadas de México. Por ejemplo, en una comunidad nahua de Tlaxcala, en el centro de México, Montoya *et al.* (2008) reportó 30 especies de hongos silvestres comestibles; y en una comunidad zapoteca, en el estado de Oaxaca, Garibay-Orijel *et al.* (2009a) reportó 96 especies de hongos silvestres comestibles.

Dentro del complejo *Amanita* sect. *caesarea* (Guzmán y Ramírez-Guillén, 2001), los habitantes de Santa Catarina Estetla y San Juan Yuta suelen identificar morfológicamente esporomas de color amarillo-naranja y rojos, los cuales incluyen especies como *A. aff. basii*, *A. aff. jacksonii* y *A. aff. laurae*. Por lo común, se hace referencia a las especies de este complejo como un solo taxón *A. sect. caesarea*, "*xi'í naa*".

El taxón se distingue por el color rojo, naranja o amarillo del píleo, laminillas de color amarillo, anillo amarillo en el estípite, olor característico y porque nacen de un "*ndiví*" o "huevo". Sin embargo, la gente los recoge con precaución ya que algunos ejemplares de *Amanita muscaria* (*xi'í la'va ndí'yí*) pueden confundirse con un "*xi'í naa*" debido a la edad o porque la lluvia puede lavar el color y las escamas del píleo.

Cuadro 4.3. Especies de hongos silvestres comestibles en las comunidades de estudio.

Espece	Nombre Mixteco	Traducción al español
<i>Agaricus campestris</i> L. ex Fr.	<i>xi'í nuu ite</i> (xi'í = hongo; <i>nuu</i> = encima; <i>ite</i> = pasto)	Hongo de pasto
<i>Agaricus pampeanus</i> Speg.	<i>xi'í ndeyu (ndeí)</i> (xi'í = hongo; <i>ndeyu</i> = mole amarillo)	hongo para mole amarillo
<i>Albatrellus</i> aff. <i>ovinus</i> Schaeff.	<i>xi'í yaa idu</i> (xi'í = hongo; <i>yaa</i> = lengua; <i>idu</i> = Venado)	Hongo lengua de Venado (<i>Odocoileus virginianus</i> <i>oaxacensis</i> Goldman y Kellog)
<i>Amanita</i> aff. <i>basii</i> Guzmán & Ram. Guill.;	<i>xi'í naa</i> (xi'í = hongo; <i>naa</i> = acabar, exterminar)	Hongo que muere rápido
<i>Amanita</i> aff. <i>jacksonii</i> Pomerl.; <i>Amanita</i> aff. <i>laurae</i> Guzmán & Ram. Guill.		
<i>Boletus edulis</i> s.l. Bull. ex Fr.	<i>xi'í taka ya'á</i> (xi'í = hongo; <i>taka</i> = nido; <i>ya'á</i> = café)	Hongo de nido café
<i>Cantharellus cibarius</i> s.l. Fr.	<i>xi'í veyá</i> (xi'í = hongo; <i>#veyá</i> = flor de calabaza)	Hongo de flor de Calabaza (<i>Cucurbita</i> spp.)
<i>Hohenbuehelia petaloides</i> (Bull.) Schulzer	<i>xi'í tnu ni'ma</i> (xi'í = hongo; <i>tnu</i> = árbol; <i>ni'ma</i> = cazahuate)	Hongo del árbol Cazahuate (<i>Ipomoea murocoides</i> Roem. & Schult.)
<i>Hydnum repandum</i> L.: Fr.	<i>xi'í #ntaku</i> (xi'í = hongo; <i>#ndaku</i> = gusano)	Hongo de gusano
<i>Hypomyces lactifluorum</i> (Schw. Fr.)	<i>xi'í lo'ó</i> (xi'í = hongo; <i>lo'ó</i> = gallo)	Hongo de cresta de gallo
<i>Calvathia cyathiformis</i> (Bosc) Morgan	<i>xi'í ndívi kuni</i> (xi'í = hongo; <i>ndívi</i> = huevo; <i>kuni</i> = guajolota)	Hongo huevo de guajolota (<i>Meleagris gallopavo</i> L.)
<i>Lactarius volemus</i> Fr.	<i>xi'í díkui</i> (xi'í = hongo; <i>díkui</i> = leche)	Hongo de leche

Continuación

Especie	Nombre Mixteco	Traducción al español
<i>Marasmius oreades</i> Bolt. ex Fr.	<i>xi'í daa</i> (<i>xi'í</i> = hongo; <i>tidaa</i> = pájaro)	Hongo de pájaro
	<i>xi'í ndeyu</i> (<i>xi'í</i> = hongo; <i>ndeyu</i> = mole amarillo)	Hongo para mole amarillo
	<i>xi'í ite</i> (<i>xi'í</i> = hongo; <i>ite</i> = pasto)	Hongo de pasto
<i>Neolentinus lepideus</i> (Buxb.) Fr.	<i>xi'í ntaka'an ñu'u</i> (<i>xi'í</i> = hongo; <i>ntaka'an</i> = volver a hablar; <i>ñu'u</i> = dios o tierra)	Hongo cuando dios o la tierra vuelve a hablar (trueno)
	<i>xi'í kolo</i> (<i>xi'í</i> = hongo; <i>kolo</i> =guajolote)	Hongo de guajolote
<i>Pleurotus</i> aff. <i>eryngii</i> (Fr.)	<i>xi'í tnu ní'ma</i> (<i>xi'í</i> = hongo; <i>tnu</i> (<i>yutnu</i>)= árbol; <i>ní'ma</i> = Cazahuate)	Hongo de Cazahuate
<i>Pleurotus</i> aff. <i>dryinus</i> (Pers. ex Fr.) Kum.	<i>xi'í tnu ní'ma</i> (<i>xi'í</i> = hongo; <i>tnu</i> (<i>yutnu</i>)= árbol; <i>ní'ma</i> = Cazahuate)	Hongo de Cazahuate
<i>Pseudofistulina radicata</i> (Schw.) Burds.	<i>xi'í tuchi</i> (<i>xi'í</i> = hongo; <i>tuchi</i> =tendón, correoso)	Hongo de tendón
	<i>xi'í tnu xikunta</i> (<i>xi'í</i> = hongo; <i>tnu</i> (<i>yutnu</i>) = árbol; <i>xikunta</i> = Guachépil ó Guachipilín)	Hongo del árbol Guachépil (<i>Diphysa robinoides</i> Benth.)
<i>Ramaria botrytis</i> (Pers.) Ricken	<i>xi'í ndiki idú</i> (<i>xi'í</i> = hongo; <i>ndiki</i> = asta; <i>idú</i> = Venado)	Hongo de asta de Venado
<i>Ramaria flava</i> Quel.	<i>xi'í ndiki idú</i> (<i>xi'í</i> = hongo; <i>ndiki</i> = asta; <i>idú</i> = Venado)	Hongo de asta de Venado
<i>Russula mexicana</i> Burl.	<i>xi'í satu</i> (<i>xi'í</i> = hongo; <i>satu</i> = picante, enchilado)	Hongo enchilado
	<i>xi'í ya'a</i> (<i>xi'í</i> = hongo; <i>ya'a</i> = chile)	Hongo de chile
<i>Schizophyllum commune</i> (Fr.) Fr.	<i>xi'í tnu kutu</i> (<i>xi'í</i> = hongo; <i>tnu</i> (<i>yutnu</i>) = árbol; <i>kutu</i> = Copal)	Hongo del árbol de Copal (<i>Bursera</i> spp)
<i>Ustilago maydis</i>	<i>ti'ká maa</i> (<i>ti'ka</i> = chapulín; <i>maa</i> = malo)	Chapulín malo



Figura 4.3. Hongos comestibles en Santa Catarina Estetla y San Juan Yuta, Oaxaca: a) *Cantharellus cibarius* s. l. “*xi’i veyá*”; b) *Amanita sect. caesarea* “*xi’i naa*”; c) *Neolentinus lepideus* “*xi’i ntaka’an ñu’u*”; d) *Pseudofistulina radicata* “*xi’i tuchi*”; e) *Lactarius volemus* “*xi’i diku’*” y f) *Hydnum repandum* “*xi’i lo’o*”.



Figura 4.4. a) y b) Indumentaria de la Mixteca Alta Oriental del estado de Oaxaca; c), d) y e) recolecta de hongos silvestres comestibles por la población de las comunidades estudiadas; f) Comercialización de *A. aff. jacksonii* en el Mercado de Abastos de la ciudad de Oaxaca, México.

De acuerdo a los habitantes, existen diversas formas de preparar los hongos comestibles (Figura 4.5). Para ello, se requiere de una preparación previa y, por lo general, utilizan todas las partes del cuerpo fructífero (píleo y estípite). Primero, se lavan con agua para eliminar la tierra, restos en putrefacción o material orgánico adherido. Esto permite verificar que los hongos recolectados sean comestibles y evitar intoxicaciones, sobre todo en especies de menor porte como *C. cibarius* s.l. (*xi'í veyá*), *M. oreades* (*xi'í daa*) y *A. campestris* (*xi'í nuu ite*). En el caso del complejo *A. caesarea* (*xi'í naa*), una vez asado sobre el comal, la gente acostumbra lavarlo con el fin de eliminar una sustancia de color amarillo que puede causar vómito cuando se consume en exceso; en *B. edulis* s.l. (*xi'í taka*), previo a su cocción, se elimina la pileipellis ya que, según los habitantes, tiene un ligero sabor amargo.

La forma de preparar los hongos está en función de la cantidad recolectada. Cuando se trata de una pequeña cantidad, pueden asarse en el comal (*chi'ó nuu xiyo*), prepararse en quesadillas (*dita kotna'ínu*, tortilla doblada) o empanadas (*dita xití*, tortilla con panza o estómago). De acuerdo a la especie de hongo, pueden condimentarse con epazote (*minu chi'in*) (*Dysphania ambrosioides* L.), hierbasanta (*ndua ndoo*) (*Piper auritum* Kunth) o hierbabuena (*minu stila*) (*Mentha spicata* L.). Por el contrario, cuando la cantidad es suficiente, se prepara un guiso más elaborado, como sopa (*caldu xi'í*) o mole "amarillo" (*ndeyu xi'í*). El mole "amarillo" es un guisado típico del estado de Oaxaca, el cual se prepara con masa de maíz y se condimenta con chile (*C. annum* L.), clavo de olor (*Syzygium aromaticum* L.) y hierbasanta (*P. auritum* Kunth). Las especies que con frecuencia

son preparados en “amarillo” son *A. campestris* (*xi’i nu ite*), *A. pampeanus* (*xi’i nde’i*), *C. cibarius* s.l. (*xi’i veyá*), *N. lepideus* (*xi’i ntaka’an ñu’u*), *P. radicata* (*xi’i tuchi*) y *M. oreades* (*xi’i daa*). Aunque algunas especies pueden prepararse de la misma forma, los habitantes nunca mezclan los hongos, ya que cada uno difiere en tiempo de cocción y sabor.

En cuanto a su sabor, por orden de preferencia, los habitantes entrevistados mencionaron las especies: *C. cibarius* s.l. (*xi’i veyá*), *A. sect. caesarea* (*xi’i naa*), *N. lepideus* (*xi’i ntaka’an ñu’u*), *P. radicata* (*xi’i tuchi*) y *M. oreades* (*xi’i daa*). El consumo de hongos se efectúa durante la época de lluvia, sin que exista una cantidad definida. La recolección no es una actividad a la cual se dedique un tiempo específico, esta se realiza cuando los habitantes llevan a cabo sus actividades cotidianas, como pastorear el ganado, recolectar leña, salir de cacería, trasladarse a la parcela de cultivo o a las rancherías vecinas.

Las especies lignícolas como *N. lepideus*, *P. radicata* y *S. commune*, una vez deshidratadas, pueden almacenarse sin perder su sabor, para consumirlas en los meses en que no se desarrollan hongos. *P. radicata* es una especie saprófita de las raíces muertas del árbol de guachepíl o guachipilín (*Diphysa floribunda* Peyr.), la cual ha sido tradicionalmente altamente apreciada como alimento por los miembros de las comunidades, por lo que incluso es exportada deshidratada en pequeñas cantidades a las comunidades mixtecas originarias de la región, que viven en los Estados Unidos de Norteamérica.



Figura 4.5. Formas de preparar los hongos silvestres para consumo: a) y b) Preparación del mole “amarillo” (ndeyu xi’i) con *Cantharellus cibarius* s. l. “xi’i veyá”; c) mole “amarillo” con *Marasmius oreades* “xi’i daa”; d) *A. sect. caesarea* “xi’i naa” asado en el comal (*chi’o nuu xiyo*); e) quesadilla (*dita kotna’tnu*) de *C. cibarius* s.l. “xi’i veyá” y f) empanadas (*dita xití*) con *H. lactifluorum* “xi’i lo’o”.

La especie *N. lepideus* [*xí'i ntaka'a ñu'u*, “hongo de trueno (cuando habla dios o la tierra)”) es considerado por el grupo mixteco como un “indicador bioclimático”. Se tiene la creencia que solo emerge cuando hay truenos y anuncia la temporada de lluvias. Si el hongo se desarrolla en los meses de febrero y marzo, indica que la temporada de lluvia comenzará en forma temprana y por un periodo largo. Por el contrario, si aparece hasta los meses de abril o mayo, las lluvias se retrasarán y la temporada será corta. En observaciones efectuadas en el presente estudio durante los años de 2009 a 2014, se ha registrado la precisión de esta observación. Para los mixtecos, la lluvia (*savi* o *dau*) es el fenómeno meteorológico predominante; y los demás fenómenos están ligados a ella.

Durante mucho tiempo se ha considerado una “creencia” la relación de los rayos con la producción de esporomas, sin embargo, es necesario tomar en cuenta el profundo conocimiento micológico que tienen diversas culturas sobre las relaciones ecológicas de los ambientes en que habitan. Diversas investigaciones experimentales demuestran que las descargas eléctricas tienen una respuesta positiva en la formación de esporomas de hongos comestibles como el matsutake (*Tricholoma matsutake*) (Islam y Ohga, 2012); shiitake (*Lentinula edodes*) (Ohga *et al.*, 2001; Mitobe *et al.*, 2001) y *Laccaria laccata* (Ohga y Iida, 2001).

Se identificaron 20 especies que son consumidas en otros lugares del estado de Oaxaca o en la región central o norte de México, pero sin uso en la comunidad (Pérez-Silva *et al.*, 2006; Garibay-Orijel *et al.*, 2007; Pérez-Moreno *et al.*, 2008; Estrada-Martínez *et al.*, 2009). Estas son *Amanita crocea* (*xí'i la'ava*, hongo de rana), *A. fulva* (*xí'i la'ava*, hongo de rana), *A. rubescens* (*xí'i la'ava ndi'yi*, hongo

de sapo), *Austroboletus betula* (*xi'i kue´e*, hongo malo), *Boletus frostii* (*xi'i taka t̄kue´e*, hongo de nido rojo), *Clitocybe gibba* (*xi'i kue´e*, hongo malo), *Helvella lacunosa* s. l. (*xi'i kue´e*, hongo malo), *Helvella crispa* s. l. (*xi'i kue´e*, hongo malo), *Hypomyces macrosporus* (*xi'i lo´o ya´a*, hongo de cresta de gallo café), *Hygrophorus russula* (*xi'i kue´e*), *Laccaria lacata* s. l. (*xi'i kue´e*, hongo malo), *Lactarius indigo* [*xi'i kuilu*, hongo del ave chara (*Aphemaloma woodhouseii sumichrasti*)], *Lycoperdum* spp. (*xi'i ndivi kuni*, hongo huevo de guajolota), *Lyophyllum decastes* (*xi'i kue´e*, hongo malo), *Macrolepiota procera* (*xi'i la´ava ndi´yi*, hongo de sapo), *Russula brevipes* (*xi'i kue´e*, hongo malo), *R. delicata* (*xi'i kue´e*), *R. aff. cyanoxantha* (*xi'i ya´a*, hongo enchilado), *Sparassis crispa* (*xi'i kue´e*, hongo malo) y *Suillus collinitus* (*xi'i taka kuaan*, hongo de nido amarillo). Algunas especies presentan nombres en la región, esto debido a que fueron consumidos en el pasado, tienen similitud con algunas especies comestibles o han sido asociadas con un ente familiar importante en el universo conocido de las personas entrevistadas. Por ejemplo, *Lactarius indigo* o *xi'i kuilu* se asocia con el color del plumaje del ave chara (*Aphemaloma woodhouseii*), el cual los mixtecos consideran que cuando produce un cantico alarmante significa que se recibirá una agresión o algo malo sucederá.

4.4.1.2 Uso lúdico.

En la comunidad de Santa Catarina Estetla, los niños más pequeños recolectan especies de *Lycoperdum* en estado inmaduro o maduro, por la forma de “pelotitas” y también les gusta apretarlos por el “polvo” (constituido por las esporas) que emiten. De igual forma, recolectan esporomas de *Astraeus*

hygrometricus (*xi'i chindii*, "hongo de duende") los cuales por su forma de estrella, son coleccionables (existe el reto de buscar los esporomas más completos y los que tengan diferentes tamaños). Una ventaja de este hongo, por la cual tiene este uso lúdico, es su durabilidad, ya que no se descompone con facilidad. Asimismo, los informantes mencionaron que especies del género *Calvatia* (*xi'i ndivi kuni*, hongo huevo de guajolota) o *Pisolithus* (*xi'i ndivi burru*, hongo de testículo de burro), en estado maduro, se utilizan en los juegos infantiles como proyectiles ("snowball") para arrojárselos a los amigos, hermanos o al ganado de pastoreo. Algo similar sucede en otros grupos étnicos en México, como: i) los chinantecos del estado de Oaxaca quienes usan a *Auricularia* spp como una "bolsita" o "globito" al separar las membranas y hacer una pequeña perforación (Ruan-Soto *et al.*, 2004); ii) los lacandones de Lacanjá-Chansayab, en el estado de Chiapas, donde el hongo llamado *Chak ach* (*Cookeina sulcipes* y *C. tricoloma*) es usado para escuchar sonidos al soplar hacia el interior de la copa y después ponerlo sobre el oído (Ruan-Soto *et al.*, 2009); y iii) los zapotecos de Oaxaca quienes usan *Ganoderma applanatum* para la elaboración de grabados de animales, plantas y/o paisajes (Garibay-Orijel *et al.* 2006). Sin duda, la curiosidad natural infantil representa un potencial adicional y una esperanza en la preservación y cuidado del invaluable recurso micológico por su importancia lúdica.

4.4.1.3 Hongos alucinógenos.

No se reportó el uso de hongos alucinógenos en las comunidades de estudio. Sin embargo, los informantes mencionaron que en el municipio de San Antonio Huitepec, al sur de la comunidad de Santa Catarina Estetla y San Juan Yuta, los

curanderos o chamanes utilizan hongos para la adivinación o sanación. Esto quizá pueda estar relacionado con rituales de herencia prehispánica, mencionados en el *Códice Yuta Tnoho* (Santiago Apoala); ya que las localidades se establecieron en el Posclásico (950-1520 d.C.), antes de la llegada de los españoles cuando la cultura mixteca alcanzó su máximo desarrollo (Spores, 2008). Al respecto, Ravicz (1960) en un estudio mencionó el uso de hongos neurotrópicos (*Psilocybe mexicana*) en la región de la Mixteca Alta, sin mencionar las comunidades donde se realizaba esta práctica. La escasez de uso actual de las especies de hongos alucinógenos del género *Psilocybe* con uso sagrado o con fines adivinatorios en el grupo mixteco contrasta: i) con la enorme diversidad de estas especies en el estado de Oaxaca, la cual incluye 27 especies de las 53 especies alucinógenas de *Psilocybe* conocidas en México (Ramírez Cruz *et al.*, 2006); y ii) con el uso en el ritual prehispánico de dichos hongos documentado en el *Códice Yuta Tnoho* o *Codex Vindobonensis Mexicanus I* en el que se relata una ceremonia sagrada donde diversas divinidades mixtecas consumen hongos sagrados previo al primer amanecer (Caso, 1963; Furst, 1978; Ferdinand *et al.* 1992; Jansen y Pérez, 2007). Un factor que pudo haber influido en esta disminución de uso de hongos sagrados, podría ser la persecución religiosa a que fueron objeto las prácticas pre-cristianas con la llegada del cristianismo en la región (Jiménez y Mateos, 1940).

4.4.2 Hongos tóxicos.

El conocimiento sobre hongos tóxicos en las comunidades es ancestral y se ha basado en micetismos locales derivados del probable consumo de especies tales como *Amanita bisporigera*, *A. verna* y *A. virosa*, las cuales son abundantes en

la región y se reconocen localmente como hongos mortales. Los habitantes de Santa Catarina Estetla y San Juan Yuta clasifican en tres grupos a los hongos que consideran como tóxicos o venenosos: i) los “hongos de rana” (*xi'i la'va*) incluyen especies con píleo liso, viscoso y húmedo del género *Amanita* (*A. crocea*, *A. verna*, *A. phalloides*, y *A. virosa*); ii) los “hongos de sapo” (*xi'i la'va ndi'ya*) incluye especies que presentan restos de volva o escamas (“granos”) en el píleo, como es el caso de especies de *Amanita* spp. (*A. muscaria*, *A. citrina*, y *A. echinocephala*) y *Lepiota* spp., iii) los “hongos malos” (*xi'i kue'è*) o “que no se comen” (*xi'i un tu saxío*) que se asigna a toda aquella especie que no se incluye dentro de los grupos anteriores y que no tiene uso o se desconoce su nombre. El término “hongo de sapo” se asigna para asustar a la gente, sobre todo a los niños, con el fin de evitar intoxicaciones. La gente tiene la creencia de que cuando alguien se acerca a un sapo (*Bufo bufo*), el animal expide la orina a los ojos y esto puede causar ceguera. Sin embargo, estos principios generales, tienen limitantes dado que algunas especies comestibles como *A. crocea*, *A. fulva*, *A. rubescens* y *M. procera* son incluidas en el grupo de hongos de rana o de sapo y son consideradas como tóxicas en la región, a pesar de que son de amplio consumo en otras regiones de México (Pérez-Moreno *et al.*, 2008).

A. muscaria tiene erróneamente la fama de ser un hongo muy venenoso en las localidades de estudio; siendo que en realidad solo produce micetismos del grupo gastrointestinal (Guzmán, 1980), provocando vómitos y diarreas pasajeros. Adicionalmente, este hongo posee una acción neurotrópica, con percepción de alucinaciones, provocadas por su contenido de muscarina, un glucósido y una

substancia indólica: el ácido iboténico (Schultes y Hofmann, 1982). Wasson (1983) mencionó la coincidencia esporádica del sapo con los hongos enteogénos, en el vasco o vascuence de España (*amoroto*, “hongo sapo”, *A. muscaria*), en la Francia rural (*crapaudin*, *A. muscaria*), y en el chino (*hama chün*, “hongo sapo”, *A. muscaria*). La misma asociación se presenta en las comunidades de estudio donde se asigna como “hongo de sapo” u “hongo de rana” a cualquier especie del género *Amanita* o *Lepiota* de la que se desconfíe. En 1953, en un viaje por tierras mayas, Wasson (1983) descubrió la convergencia de tres significados en una palabra maya: “sapo”, “hongo” y los “órganos genitales externos de la mujer”. En la comunidad de estudio sucede algo similar con la palabra *la’va* (“rana”) que se relaciona con los órganos genitales de la mujer, cuya mención provoca hilaridad o disgusto entre la gente.

4.4.3 Ecología, patrones fenológicos y grupos tróficos de los hongos silvestres

La época de aparición o fase reproductiva de las especies fúngicas se relaciona con el periodo de lluvia. Por lo general, comienza en el mes de febrero y finaliza en el mes de septiembre. La especie *N. lepideus* presenta un patrón fenológico de fructificación temprana, ésta puede recolectarse en los meses de febrero a abril; mientras que *A. campestris* puede encontrarse en el mes de mayo y principios de junio, con un patrón temprano prolongado. En los meses de mayor precipitación, julio y agosto, se desarrollan especies como *A. sect. caesarea*, *P. radicata*, *M. oreades* y *U. maydis*, los cuales son de fenología corta a mediados

de la estación. En el mes de septiembre se pueden encontrar especies de fenología tardía prolongada como *C. cibarius* s.l. y *H. lactifluorum*.

Dentro del universo de hongos silvestres presentes (Cuadro 3.4), 93 especies (69.92 %) son terrícolas-humícolas, mientras que el 30.08 % restante se desarrollan sobre madera u otro sustrato. Asimismo, 93 especies (69.92 %) son especies ectomicorrízicas, 32 especies (24.06 %) son saprobiontes y ocho son parásitos (8.02 %) (entre las que se incluyen *H. lactifluorum*, *H. macrosporus* y *U. maydis*). *H. lactifluorum* y *H. macrosporus* parasitan a *R. brevipes* o *R. delica*, proporcionándole una consistencia correosa, dura y coloración anaranjada o café al hongo, respectivamente. *N. lepideus*, *P. radicata* y *Schizophyllum commune*, son especies saprófitas, que una vez deshidratadas pueden almacenarse, sin perder su sabor, para ser consumidas durante los meses en que no se desarrollan especies fúngicas. *P. radicata* es una especie que se desarrolla en las raíces muertas del árbol de guachepíl (*Diphysa floribunda* Peyr.), cuyo desarrollo se fomenta en los terrenos de cultivo al aprovecharse también sus flores y vainas tiernas con fines alimentarios.

Con respecto a la vegetación donde se desarrollan los hongos, la mayoría se presenta en sitios con hojarasca de pino-encino (*Pinus oaxacana*, *P. lawsonii*, *P. michoacana*, *P. pseudostrobus*, *P. patula*, *P. montezumae*, *Quercus magnoliifolia*, *Q. castanea*, *Q. affinis*, *Q. urbanii*, *Q. rugosa*, *Q. laurina*, *Q. acutifolia*, *Juniperus flaccida* y *Arbutus xalapensis*).

Cuadro 4.4. Especies de hongos silvestres identificados en las comunidades de estudio de la Mixteca Oaxaqueña.

Especie	Nombre mixteco	UR	Subst.	Hábitat	Grupo trófico	Com.
Ascomycete						
<i>Coryne atrovirens</i> (Pers.) Sacc.	<i>xi'i kue'e</i>	SU	Li	Q	S	1, 2
<i>Helvella acetabulum</i> (L.) Quél.	<i>xi'i kue'e</i>	C	S	Q	EM	1
<i>Helvella crispa</i> s. l. (Scop.) Fries	<i>xi'i kue'e</i>	C, M	S	Q	EM	1
<i>Helvella elastica</i> Bull.	<i>xi'i kue'e</i>	C	S	Q	EM	1
<i>Helvella lactea</i> Boud.	<i>xi'i kue'e</i>	C	S	Q	EM	1
<i>Helvella lacunosa</i> s. l. Afzelius ex Fries.	<i>xi'i kue'e</i>	C, M	S	P-Q, Q	EM	1
<i>Hypomyces lactifluorum</i> (Schw. Fr.)	<i>xi'i lo'o</i>	CL	F	Q, P, P-Q	P	1, 2
<i>Hypomyces macrosporus</i> Seaver	<i>xi'i lo'o ya'a</i>	C	F	P	P	1
<i>Hypomyces chrysospermus</i> Tul. & C. Tul.	<i>xi'i kue'e</i>	SU	F	P, P-Q	P	1, 2
<i>Humaria hemisphaerica</i> (F.H. Wigg.) Fuckel	<i>xi'i kue'e</i>	SU	S	Q	EM	1
<i>Leotia lubrica</i> (Scop.) Pers.	<i>xi'i kue'e</i>	SU	Li	Q	S	1
<i>Otidea aff. bufonia</i> (Pers.) Boud.	<i>xi'i kue'e</i>	SU	Li	Q	S	1, 2
<i>Sarcosphaera coronaria</i> (Jacq.) J. Schröt.	<i>xi'i kue'e</i>	SU	S	Q	EM	1
Basidiomycetes						
<i>Agaricus campestris</i> L. ex Fr.	<i>xi'i nu ite</i>	CL	Li	G	S	1, 2
<i>Agaricus pampeanus</i> Speg.	<i>xi'i nde'i</i>	CL	Li	G	S	4
<i>Albatrellus aff. ovinus</i> Schaeff.	<i>xi'i yaa idu</i>	CL, M	Li	P	S	1
<i>Amanita aff. basii</i> Guzmán & Ram. Guill.	<i>xi'i naa</i>	CL	S	Q, P-Q	EM	1, 2
<i>Amanita bisporigera</i> G.F. Atk	<i>xi'i la'ava</i>	TM	S	Q, P-Q	EM	1, 2

Continuación

Especie	Nombre mixteco	UR	Subst.	Hábitat	Grupo trófico	Com.
<i>Amanita chlorinosma</i> (Peck) Lloyd	<i>xí'i la'ava ndí'yi kuixi</i>	T	S	Q, P, P-Q	EM	1
<i>Amanita citrina</i> Pers.	<i>xí'i la'ava ndí'yi</i>	T	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Amanita crocea</i> (Quél.) Singer ex Singer.	<i>xí'i la'ava</i>	T	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Amanita echinocephala</i> (Vittad.) Quel.	<i>xí'i la'ava ndí'yi</i>	T	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Amanita flavoconia</i> G.F. Atk.	<i>xí'i la'ava ndí'yi</i>	T	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Amanita flavorubens</i> (Berk. & Mont.) Sacc.	<i>xí'i la'ava ndí'yi</i>	T	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Amanita fulva</i> Fr.	<i>xí'i la'ava</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Amanita gemmata</i> (Fr.) Bertill.	<i>xí'i la'ava ndí'yi</i>	T	S	Q, P, P-Q	EM	1
<i>Amanita</i> aff. <i>jacksonii</i> Pomerl.	<i>xí'i naa</i>	CL	S	Q, P-Q	EM	1, 2
<i>Amanita</i> aff. <i>laurae</i> Guzmán & Ram. Guill.	<i>xí'i naa</i>	CL	S	Q, P-Q	EM	1, 2
<i>Amanita muscaria</i> (L.: Fr.) Lam.	<i>xí'i la'ava ndí'yi</i>	T	S	Q, P, P-Q	EM	1, 2
<i>Amanita phalloides</i> (Vaill. ex Fr.) Link.	<i>xí'i la'ava</i>	TM	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Amanita polypyramis</i> (Berk. & M.A. Curtis) Sacc.	<i>xí'i la'ava kuixi</i>	T	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Amanita rubescens</i> (Pers.: Fr.) S.F. Gray.	<i>xí'i la'ava ndí'yi</i>	C, M	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Amanita</i> sect. <i>caesarea</i> (Scop.:Fr.) Pers.	<i>xí'i naa</i>	CL, M	S	Q, P-Q	EM	1, 2
<i>Amanita vaginata</i> (Bull.) Lam.	<i>xí'i la'ava</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Amanita verna</i> (Bull.: Fr.) Lamarck.	<i>xí'i la'ava</i>	T	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Amanita virosa</i> (Fr.) Bertill.	<i>xí'i la'ava</i>	TM	S	Q, P, P-Q	EM	1
<i>Armillaria tabescens</i> (Scop.) Emel	<i>xí'i yutnu</i>	C	MM	Q, P-Q	PF	1
<i>Astraeus hygrometricus</i> (Pers.: Pers.) Morgan.	<i>xí'i chindii</i>	L, M	S	Q, G	EM	1

Continuación

Especie	Nombre mixteco	UR	Subst.	Hábitat	Grupo trófico	Com.
<i>Austroboletus betula</i> (Schwein.) E. Horak	<i>xi'i taka</i>	C	S	P, P-Q	EM	1
<i>Austroboletus gracilis</i> (Peck) Wolfe	<i>xi'i taka</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Boletellus</i> aff. <i>ananas</i> (M.A. Curtis) Murrill	<i>xi'i kue'e</i>	C	S	Q	EM	1
<i>Boletopsis grisea</i> (Peck) Bondartsev & Singer	<i>xi'i taka</i>	C, M	S	Q	EM	1
<i>Boletus aereus</i> Bull.	<i>xi'i taka</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Boletus</i> aff. <i>erythropus</i> Pers.	<i>xi'i taka</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Boletus bicolor</i> Raddi	<i>xi'i taka</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Boletus edulis</i> s.l. Bull. ex Fr.	<i>xi'i taka ya'a</i>	CL, M	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Boletus pinophilus</i> Pilát & Dermek	<i>xi'i taka</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Butyriboletus regius</i> (Krombh.) Arora & J.L. F.	<i>xi'i taka tikue'e</i>	C, M	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Calvatia</i> aff. <i>cyathiformis</i> (Bosc) Morgan	<i>xi'i ndivi kuni</i>	CL, L	Li	G	S	1,3
<i>Cantharellus "cibarius"</i> sp. 1	<i>xi'i veyá</i>	CL, M	S	Q, P, P-Q	EM	1, 2
<i>Cantharellus "cibarius"</i> sp. 2	<i>xi'i veyá</i>	CL, M	S	Q, P, P-Q	EM	1, 2
<i>Cantharellus cinnabarinus</i> (Schwein.) Schwein.	<i>xi'i kue'e</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Chroogomphus jamaicensis</i> (Murrill) O.K. Mill	<i>xi'i kue'e</i>	C	M	Q	EM	1
<i>Clavariadelphus pistillaris</i> (L.) Donk	<i>xi'i kue'e</i>	CU	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Clavulina rugosa</i> (Bull.) J. Schröt	<i>xi'i ndiki idu</i>	C	S	Q	EM	1
<i>Clitocybe gibba</i> (Pers.) P. Kumm.	<i>xi'i kue'e</i>	C	Li	Q	S	1
<i>Coprinus comatus</i> (O. F. Müll.) Pers.	<i>xi'i nuu ka'ava</i> <i>ntukutu</i>	C	Li	G	S	1, 2

Continuación

Especie	Nombre mixteco	UR	Subst.	Hábitat	Grupo trófico	Com.
<i>Cordyceps militaris</i> (L.) Fr.	<i>xi'i kue'é</i>	SU	O	Q, P-Q	P	1
<i>Cortinarius</i> aff. <i>caerulescens</i> (Schaeff.) Fr.	<i>xi'i kue'é</i>	SU	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Cortinarius</i> aff. <i>orellanus</i> Fr.	<i>xi'i kue'é</i>	T	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Craterellus cornucopioides</i> (L.) Pers.	<i>xi'i kue'é</i>	C, M	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Craterellus lutescens</i> (Fr.) Fr.	<i>xi'i kue'é</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Craterellus tubaeformis</i> (Fr.) Quéf.	<i>xi'i kue'é</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Cyathus olla</i> (Batsch) Pers.	<i>xi'i kue'é</i>	SU	MM	Q	S	1
<i>Entoloma</i> spp.	<i>xi'i kue'é</i>	T	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.) P. Karst.	<i>xi'i yutnu</i>	SU	O	Q, P-Q, P	P	1,2
<i>Frostiella russellii</i> (Frost) Murrill	<i>xi'i taka tikue'é</i>	C	S	P, P-Q	EM	1
<i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.) Pat.	<i>xi'i kene nuu yutnu</i>	SU	MM	Q, P-Q	S	1
<i>Ganoderma curtisii</i> (Berk.) Murrill	<i>xi'i kene nuu yutnu</i>	SU	O	Q, P-Q	P	1, 2
<i>Hohenbuehelia petaloides</i> (Bull.) Schulzer.	<i>xi'i tnu ti'ma</i>	CL	MM	BTC	S	1
<i>Hydnellum caeruleum</i> (Hornem.) P. Karst.	<i>xi'i kue'é</i>	SU	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Hydnum repandum</i> L.: Fr.	<i>xi'i tintaku</i>	CL, M	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Hygrophorus russula</i> (Schaeff.) Kauffman	<i>xi'i kue'é</i>	C, M	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Imleria</i> aff. <i>badia</i> (Fr.) Vizzini	<i>xi'i taka</i>	C, M	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Inocybe</i> aff. <i>rimosa</i> (Bull.) P. Kumm.	<i>xi'i kue'é</i>	T	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Inocybe geophylla</i> (Bull.) P. Kumm.	<i>xi'i taka</i>	T	S	Q, P-Q	EM	1

Continuación

Especie	Nombre mixteco	UR	Subst.	Hábitat	Grupo trófico	Com.
<i>Inocybe geophylla</i> var. lilacina (Peck) Gillet	<i>xi'i kue'e</i>	T	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Laccaria amethystina</i> Cooke	<i>xi'i kue'e</i>	C, M	S	Q, P-Q	EM	1, 2
<i>Laccaria</i> aff. <i>bicolor</i> (Maire) Orton	<i>xi'i kue'e</i>	C, M	S	Q, P-Q	EM	1, 2
<i>Laccaria laccata</i> s. l. (Scop.: Fr.) Cooke.	<i>xi'i kue'e</i>	C, M	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Lactarius</i> aff. <i>piperatus</i> (L.) Pers.	<i>xi'i kue'e</i>	SU, M	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Lactarius</i> aff. <i>pubescens</i> Fr.	<i>xi'i kue'e</i>	SU	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Lactarius</i> aff. <i>vellereus</i> (Fr.) Fr.	<i>xi'i kue'e</i>	C, M	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Lactarius indigo</i> (schwein.) Fr.	<i>xi'i kuilu</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Lactarius torminosus</i> (Schaeff.) Gray	<i>xi'i kue'e</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Lactarius volemus</i> Fr.	<i>xi'i dikui</i>	CL	S	Q, P-Q	EM	1, 2
<i>Laternea triscapa</i> Turpin	<i>xi'i kue'e</i>	SU	LI	Q, P-Q	S	1
<i>Lentinus crinitus</i> (L.) Fr.	<i>xi'i yutnu</i>	C	MM	Q, P-Q	S	1, 2
<i>Lepiota</i> sp.	<i>xi'i la'ava ndi'yi</i>	T	Li	Q, P-Q	S	1
<i>Lycoperdon pyriforme</i> Schaeff.	<i>xi'i kue'e</i>	C, L	Li	G	S	1, 2
<i>Lycoperdum</i> aff. <i>spadiceum</i> Pers.	<i>xi'i kue'e</i>	C, L	Li	G	S	1
<i>Lycoperdum perlatum</i> Pers.	<i>xi'i kue'e</i>	C, L	Li	G	S	1, 2
<i>Lyophyllum decastes</i> (Fr.) Singer	<i>xi'i kue'e</i>	C, M	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Macrolepiota procera</i> (Scop.) Singer	<i>xi'i la'ava ndi'yi</i>	C	Li	P	S	1, 2
<i>Marasmius oreades</i> Bolt. ex Fr.	<i>xi'i daa, xi'i ndeyu</i>	CL	Li	G	S	1, 2
<i>Neolentinus lepideus</i> (Buxb.) Fr.	<i>xi'i ntaka'a ñu'u</i>	CL	MM	P, P-Q	S	1, 2

Continuación

Especie	Nombre mixteco	UR	Subst.	Hábitat	Grupo trófico	Com.
<i>Omphalotus mexicanus</i> Guzmán & V. Mora	<i>xi'i kue' e</i>	T	MM	Q	S	1
<i>Omphalotus olearius</i> (DC.) Singer	<i>xi'i kue' e</i>	T	MM	Q	S	1
<i>Panaeolus</i> aff. <i>antillarum</i> (Fr.) Dennis	<i>xi'i y+ 'v+ burru</i>	SU	EG	G	S	1, 2
<i>Panaeolus semiovatus</i> (Sowerby) S. Lundell & N.	<i>xi'i y+ 'v+ burru</i>	SU	EG	G	S	1, 2
<i>Pisolithus arhizus</i> (Scop.: Pers.) Rausch.	<i>xi'i ndivi burru</i>	L	S	P, P-Q	EM	1
<i>Pleurotus</i> aff. <i>dryinus</i> (Pers. ex Fr.) Kum.	<i>xi'i tnu tí'ma</i>	CL	MM	BTC	S	1, 2
<i>Pleurotus</i> aff. <i>eryngii</i> (Fr.)	<i>xi'i tnu tí'ma</i>	CL	MM	BTC	S	1, 2
<i>Pseudofistulina radicata</i> (Schw.) Burds.	<i>xi'i tuchi</i>	CL	MM	Q, P-Q	S	1, 2
<i>Pycnoporus coccineus</i> (Fr.) Bondartsev & Singer	<i>xi'i yutnu</i>	SU	MM	Q, P-Q	S	1, 2
<i>Ramaria</i> aff. <i>fennica</i> (P. Karst.) Ricken	<i>xi'i ndiki idu</i>	CL	S	Q	EM	1, 2
<i>Ramaria botrytis</i> (Pers.) Ricken.	<i>xi'i ndiki idu</i>	CL, M	S	Q	EM	1, 2
<i>Ramaria flava</i> Quel.	<i>xi'i ndiki idu</i>	CL, M	S	Q	EM	1, 2
<i>Rhizopogon</i> aff. <i>fallax</i> A.H. Sm.	<i>xi'i kue' e</i>	SU	S	Q	EM	1
<i>Rhizopogon roseolus</i> (Corda) Th. Fr.	<i>xi'i kue' e</i>	C, M	S	Q	EM	1
<i>Russula</i> aff. <i>risigallina</i> (Batsch) Sacc.	<i>xi'i ya'a</i>	SU	S	Q	EM	1
<i>Russula brevipes</i> Peck.	<i>xi'i ya'a</i>	C, M	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Russula cyanoxantha</i> (Sch.) Fr.	<i>xi'i ya'a</i>	C, M	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Russula delica</i> Fr.	<i>xi'i kue' e</i>	C, M	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Russula emetica</i> (Schaeff.) Pers.	<i>xi'i ya'a</i>	SU	S	Q, P-Q	EM	1, 2
<i>Russula grata</i> Britzelm.	<i>xi'i ya'a</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1, 2
<i>Russula mexicana</i> Burl.	<i>xi'i satu, xi'i ya'a</i>	CL	S	Q, P-Q	EM	1

Continuación

Especie	Nombre mixteco	UR	Subst.	Hábitat	Grupo trófico	Com.
<i>Russula rosea</i> Pers.	<i>xi'i ya'a</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1,
<i>Schizophyllum commune</i> (Fr.) Fr.	<i>xi'i tnu cutu</i>	CL	MM	BTC	S	1, 2
<i>Scleroderma</i> aff. <i>areolatum</i> Ehrenb.	<i>xi'i kue'e</i>	SU	S	Q	EM	1, 2
<i>Scleroderma citrinum</i> Pers.	<i>xi'i kue'e</i>	SU	S	Q	EM	1, 2
<i>Scleroderma verrucosum</i> (Bull.) Pers.	<i>xi'i kue'e</i>	SU	S	Q	EM	1, 2
<i>Sparassia crispa</i> (Wulfen) Fr.	<i>xi'i kue'e</i>	C	MM	P, P-Q	S	1
<i>Strobilomyces confusus</i> Singer	<i>xi'i kue'e</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Stropharia</i> sp.	<i>xi'i nuu ka'ava</i>	SU	EG	G	S	1, 2
<i>Suillellus luridus</i> (Schaeff.) Murrill	<i>xi'i taka</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1, 2
<i>Suillus collinitus</i> (Fr.) Kuntze	<i>xi'i taka kuaan</i>	C, M	S	P, P-Q	EM	1
<i>Tremellodendron schweinitzii</i> (Peck) G.F. Atk.	<i>xi'i kue'e</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Tricholoma</i> aff. <i>striatum</i> (Schaeff.) Quéf.	<i>xi'i kue'e</i>	SU	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Tricholoma equestre</i> (L.) P. Kumm.	<i>xi'i kue'e</i>	T, M	S	Q, P-Q	EM	1
<i>Tylopilus felleus</i> (Bull.) P. Karst.	<i>xi'i taka</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1, 2
<i>Ustilago maydis</i> (DC.) Corda.	<i>tikaa maa</i>	CL	O	C	P	1, 2, 3, 4
<i>Xerocomellus chrysenteron</i> (Bull.) Šutara	<i>xi'i taka</i>	C	S	Q, P-Q	EM	1

La nomenclatura está basada en el Index fungorum (2013) y el estatus ectomicorrízico en Rinaldi *et al.* (2008) y Comandini *et al.* (2012). En columna UR: uso registrado; SU: Sin uso; C: Comestible en otras regiones de México; CL: Comestible localmente; L: Lúdico; M: con propiedades medicinales; T: tóxico; TD: Tóxico mortal. En columna Subst.: substrato; F: hongo; Li: mantillo o humus; S: suelo; MM: madera muerta; EG: estiércol de ganado; O: otro. En columna Hábitat: G: pastizal; P: Bosque de *Pinus* (*Pinus oaxacana*, *P. lawsonii*, *P. michoacana*, *P. devoniana*, *P. pringlei*); Q: Bosque de *Quercus* (*Quercus magnoliifolia*, *Q. castanea*, *Q. urbanii*, *Q. rugosa*, *Q. laurina*, *Q. acutifolia*); P-Q: Bosque de *Pinus* spp.-*Quercus* spp.; BTC: Bosque Tropical Caducifolio; C: cultivo. En columna de forma de vida: EM: ectomicorrízico; P: parásito; PF: parásito facultativo; S: saprófito o saprobio. En columna Com.: comunidad; 1: Santa Catarina Estetla; 2: San Juan Yuta; 3: San Miguel Tulancingo; 4: San Andrés Yutatío.

Algunas especies se les encuentra en microhábitats, donde predomina el pino (*Pinus* spp) o el encino (*Quercus* spp). Las excepciones son *H. lactiflorum*, la cual prefiere sitios con predominancia de encino (*Quercus magnoliifolia*) y pingüica (*Arctostaphylos pungens*); especies como *A. campestris*, *A. pampeanus* y *M. oreades* crecen en sitios con vegetación secundaria o pastizal; y especies como *Hohenbuehelia petaloides*, *P. aff. eryngii*, *P. aff. dryinus* y *Schizophylum commune* se desarrollan en el bosque tropical caducifolio donde se encuentran especies de copal (*Bursera* spp), tepehuaje (*Lysiloma acapulcensis*) y encino redondo (*Q. glaucoides*).

Algunos autores han reportado la importancia que tiene *Schizophylum commune* en la región tropical, observándose un espectro geográfico de consumo y venta en la provincia de la costa del Golfo de México hasta la zona tropical de Guatemala. Sin embargo, los registros sobre su consumo parecen estar restringidos a las zonas tropicales, con excepción del poblado de Huautla de Jiménez, Oaxaca cuyo clima es más bien templado húmedo (Olivo-Aranda y Herrera, 1994).

4.4.4 Micofagia por fauna silvestre

Las personas entrevistadas mencionaron que algunos animales silvestres, como la ardilla (*Sciurus aureogaster*) y el venado (*Odocoileus virginianus oaxacensis*), consumen y diseminan “semillas” de *A. sect. caesarea*, *Boletus edulis* s.l. y *Russula mexicana*. Esto puede considerarse una noción ecológica muy avanzada, basada en una gran capacidad de observación, vinculada con la

micofagia y la subsecuente dispersión fúngica originada por mamíferos. Previamente, en México, se ha registrado el consumo de algunas especies de hongos epigeos por animales como el agutí (*Dasyprocta mexicana*) (Estrada-Crocker *et al.*, 1996), la rata montera (*Neotoma mexicana*) (Polaco *et al.*, 1982) y los ratones silvestres (*Peromyscus alstoni*, *Reithrodontomys megalotis* y *Microtus mexicanus*) (Valenzuela *et al.*, 2004). Castillo-Guevara *et al.* (2011 y 2012) demostraron que especies de ratones silvestres (*Neotomodon alstoni*, *Peromyscus maniculatus* y *P. alstoni*) consumen especies como *Laccaria trichodermophora*, *Suillus tomentosus* y *Russula aff. cuprea* y observaron que la viabilidad de las esporas no se ve afectada, por lo que sugieren que estos podrían ser dispersores efectivos de las esporas de las especies fúngicas.

4.4.5 Trasmisión del conocimiento micológico

A pesar del permanente proceso de transculturización en la región estudiada, el conocimiento tradicional se preserva y hay trasmisión de dicho conocimientos a las nuevas generaciones. El proceso se realiza de padres a hijos, en forma dinámica y versátil, durante las actividades diarias en el campo y desde temprana edad (siete u ocho años o antes) cuando ya pueden ir al campo. La principal instrucción consiste en observar los lugares en donde se desarrollan las especies fúngicas e identificar las especies comestibles, tóxicas y con uso lúdico. Caballero (2009) mencionó que en la comunidad de San Antonio Huitepec, en la Mixteca Alta Oriental, a partir de los seis o siete años, un niño ya sabe distinguir sin temor a equivocarse los hongos silvestres comestibles. En el momento de recolectar los hongos, la gente corta el estípote dejando la volva o la base del estípote. Con esto

se garantiza el desarrollo de hongos al siguiente año. La gente conoce con certeza el lugar donde se desarrolla cada especie y acuden a los mismos sitios para recolectar los hongos silvestres útiles, constituyendo esto una noción inicial del crecimiento de “algo” debajo de la tierra, que produce los esporomas.

4.4.6 Hongos con potencial farmacológico

En la actualidad, los hongos son muy apreciados por su valor nutricional, lo cual es atribuido a los altos niveles de proteína, fibra, carbohidratos, vitaminas, minerales, y bajos niveles de grasa. Algunas especies también han sido usadas para incrementar la longevidad humana y la calidad de vida, debido a sus propiedades medicinales y nutraceuticas (Chang y Miles, 2004). Dentro del universo de hongos presentes en las comunidades estudiadas, se identificaron algunas especies que tienen compuestos con potencial farmacológico y nutraceuticas consumidas por los mixtecos. Existen especies a las que se les ha reportado compuestos bioactivos antioxidantes como tocoferoles, ácido ascórbico, neogrifolina, compuestos fenólicos (ácidos protocatéquico, gálico, gentísico, vanílico, tánico), ácidos orgánicos (ácidos oxálico, málico, cítrico, fumárico). Entre ellas se encuentran *Amanita caesarea* (Scop.) Pers. (Sarikurkcu *et al.*, 2010), *Albatrellus ovinus* (Schaeff.) Kotl. et Pouzar (Nukata *et al.*, 2002), *Boletus edulis* Bull. (Li *et al.*, 2013), *Cantharellus cibarius* Fr. (Akata *et al.*, 2012), *Helvella lacunosa* Afzel (Leal *et al.*, 2013), *Hydnum repandum* L. (Puttaraju *et al.*, 2006), *Laccaria laccata* (Scop.) Cooke (Egwin *et al.*, 2011), *Ramaria botrytis* (Pers.) Ricken (Barros *et al.*, 2009) y *Ramaria flava* (Schaeff.) Quéf. (Liu *et al.* 2013a, b). En otras especies consumidas en las áreas de estudio se han reportado

propiedades antitumorales como *Hydnum repandum* L. (Chung *et al.*, 1982), *Laccaria laccata* (Scop.) Cooke (Chung *et al.*, 1982), *Lyophyllum decastes* (Fr.) Singer (Ukawa *et al.*, 2000), *Ramaria flava* (Schaeff.) Quél. (Liu *et al.* 2013a, b) y *Russula cyanoxantha* (Schaeff.) Fr. (Zhao *et al.*, 2011). Asimismo, se han reportado propiedades antiinflamatorios en *Cantharellus cibarius* Fr. (Moro *et al.*, 2012) y *Russula cyanoxantha* (Schaeff.) Fr. (Zhao *et al.*, 2011); propiedades antibacterianas en *Ramaria botrytis* (Pers.) Ricken (Alves *et al.*, 2012) y *Ramaria flava* (Schaeff.) Quél. (Liu *et al.* 2013a, b) y propiedades anti-VIH en *Hygrophorus russula* (Schaeff.) Kauffman (Zhu *et al.*, 2013).

4.4.7 Comercialización y uso potencial de aprovechamiento sostenible de los hongos silvestres

No existen antecedentes sobre la comercialización de los hongos silvestres en la comunidad. Sin embargo, en la actualidad es común que personas que viven en el centro de las comunidades o de otras comunidades aledañas encarguen a los campesinos especies específicas para su compra. Tal como sucede en la comunidad de Santiago Huaxolotipac, en el municipio de San Antonio Huitepec, con la especie *H. repandum* (*xi'í tintaku*, “hongo de gusanito”). En este municipio, hasta hace algunos años, los productos agrícolas, pecuarios o de recolección, como los hongos silvestres se usaban como moneda de cambio en el tianguis regional o “día de plaza”. Actualmente, durante la época de lluvia se comercializan especies como *A. sect. caesarea*, *C. cibarius* s.l. e *H. repandum* en el mercado regional de Zaachila, en los Valles Centrales, y en el Mercado de Abastos de la ciudad de Oaxaca. Estas especies son recolectadas y llevadas por campesinos

que llevan a comercializar sus productos, los cuales son originarios de las comunidades mixtecas de San Miguel Peras, Santiago Huaxolotipac y Santiago Tlazoyaltepec.

En la comunidad de estudio existen especies con potencial para aprovecharse en forma sustentable, como un producto forestal no maderable de exportación a mercados internacionales, lo cual puede ser una alternativa para la conservación del conocimiento micológico y sus recursos naturales. El comercio internacional de los hongos silvestres está valuado anualmente en billones de dólares, en el mercado internacional. Una de las razones de este elevado costo es que la mayoría de ellos no se ha podido cultivar (Yun y Hall, 2004) y son de gran interés para la cocina gourmet de diversos países europeos y de Norteamérica (Karwa *et al.*, 2011). Entre las especies con potencial podemos mencionar a *Cantharellus cibarius s.l.* y *Boletus edulis s.l.*, los cuales presentan un valor anual aproximado, de acuerdo al mercado al menudeo, de \$1.67 billones y más de \$250 millones de dólares americanos respectivamente. Así como *Amanita sect. caesarea*, el cual tiene también un mercado internacional. Los principales países que demandan estas especies son: Canadá, Francia, Italia, España, Estados Unidos, China y Alemania (Watling, 1997; Hall *et al.* 2003; Arora y Dunham, 2008).

México es uno de los reservorios genéticos y culturales más importantes de hongos comestibles silvestres en el mundo. Sin embargo, no existe actualmente un marco legal que regule su aprovechamiento. El marco regulatorio que existe está influido por la escasa información que existe alrededor de la producción y recolección de hongos, lo que ocasiona que sea ambiguo, traslade su competencia

a otras leyes y reglamentos, y genere confusión o duplicidad (Benítez-Badillo *et al.*, 2013).

En contraste, países como España, Italia, Inglaterra o Escocia, han formulado diversos códigos de conducta que regulan la recolecta de hongos comestibles silvestres e incluso han generado listas rojas de especies con algún estatus (Dahlberg *et al.*, 2010). Uno de los marcos regulatorios más conocidos a nivel internacional es el denominado Código de Conducta intitulado “La conservación de los hongos silvestres”, avalado por diversas asociaciones científicas, gubernamentales y conservacionistas, dentro de las que se incluyen la Sociedad Micológica Británica, la Comisión Forestal de Gran Bretaña, la Asociación de Grupos de recolectores británicos y los grupos de conservacionistas The National Trust, The Woodland Trust y English Nature (Moore, 2008; BMS, 2016).

El Código de Conducta británico menciona cinco secciones para un adecuado aprovechamiento de los hongos silvestres: i) una guía general; ii) consejos de recolecta de especies para consumo; iii) guía para la recolecta científica; iv) consejos para los guías de recorridos micológicos; y v) consejos para los propietarios o dueños de tierras. En la regulación se mencionan aspectos legales, de conservación y de seguridad en el consumo de los hongos comestibles. Entre las recomendaciones a seguir se incluye: i) contar con el permiso de los propietarios de los terrenos previo a la recolecta; ii) minimizar el daño a la vegetación, mantillo y suelo, así como respetar todas las especies de hongos, incluyendo aquellas que son tóxicas (dado que todos los hongos cumplen una función ecológica); iii) en caso de recolectar hongos comestibles con fines de autoconsumo, se recomienda solo

recolectar de poblaciones abundantes y no recolectar más de lo que se va a consumir; iv) no recolectar estadios inmaduros, ya que aún no son capaces de dispersar sus esporas; v) cuando sea con fines científicos, se recomienda coleccionar la mínima cantidad de especímenes posible requerida para una identificación exacta y confiable, así como registrar cuidadosamente la localidad y hábitat de cada especie, y mantener colecciones “voucher” o especímenes de herbario para estudios posteriores.

En Gran Bretaña, España, Francia, Italia, Estados Unidos de América, Canadá y China existen recorridos micológicos con fines de esparcimiento, culturales o científicos, los cuales son coordinados por micólogos aficionados o especialistas en micología. En Soria, España, se ha desarrollado durante las últimas décadas, toda una industria vinculada con la recolección de hongos comestibles silvestres, la cual ha incluido actividades micoturísticas, preparación de conservas de hongos locales, consumo en restaurantes regionales y recorridos en senderos micológicos lo cual ha sido un factor de potenciación de la economía de la región (Martínez-Peña *et al.*, 2011).

En México, los códigos mencionados podrían aportar algunos elementos para generar un Código pertinente a la realidad social, ambiental, económica y de conservación. En su elaboración, sería altamente deseable la participación de los poseedores o dueño de los recursos forestales, asociaciones ambientalistas, grupos científicos, organismos gubernamentales y organizaciones sociales. Para esto, es necesario considerar varios puntos, entre ellos: i) se debe identificar y definir el recurso fúngico de la comunidad o región (por ejemplo, un listado de

hongos), así como la ecología de las especies de interés; ii) sensibilización de autoridades locales y técnicos forestales de la importancia del recurso fúngico en los bosques e incluirlos en los Programas de Manejo de aprovechamiento y manejo del recurso forestal; iii) un sistema combinado que incluya el conocimiento ecológico científico, técnico y micológico tradicional; iv) catálogos ilustrados sobre especies útiles que sea accesible a las comunidades rurales; v) transferencia de tecnología sustentable; vi) capacidad técnica local para propagar y distribuir cepas de hongos, ectomicorrízicos y saprófitos, con potencial alimenticio, medicinal y biotecnológico en la producción de planta forestal nativa y de calidad para recuperar áreas degradadas; vii) caracterización de los recursos genéticos; viii) gestión y apoyo gubernamental o de ONG´s (no gubernamental) para la obtención de recursos para el desarrollo de infraestructura para el cultivo, aprovechamiento, proceso y comercialización de hongos silvestres comestibles; ix) diversificación de actividades forestales sustentables (por ejemplo, el pago de servicios ambientales hidrológicos y secuestro de carbono); x) explotación sustentable de los hongos silvestres; xi) divulgación del consumo de hongos silvestres comestibles (ferias, eventos, publicaciones, otros); y xii) implementación de estrategias de mercadotecnia en campañas nacionales e internacionales.

El aprovechamiento sustentable es posible, ya que existen algunos proyectos con comunidades rurales en las que se ha tenido éxito. Por ejemplo, el manejo forestal comunitario de pueblos mancomunados indígenas de la Sierra Norte de Oaxaca, que incluye iniciativas de producción, recolecta y comercialización de hongos silvestres (Garibay-Orijel *et al.*, 2009b). Sin embargo, el aprovechamiento

sustentable de los hongos silvestres comestibles será posible sólo si dicha explotación parte del conocimiento de las características ecológicas de las especies sujetas al aprovechamiento, se tengan las herramientas y políticas de aprovechamiento y comercialización adecuadas y, se incorpore la cultura y el conocimiento tradicional local. Esto bajo la premisa de que la biodiversidad sólo será preservada efectivamente si se conserva la diversidad de las culturas y viceversa (Toledo *et al.*, 2001).

4.5. CONCLUSIONES

El presente estudio etnomicológico es el primero en el grupo Mixteco el cual es el tercero más numeroso en México, después de los nahuas y mayas.

El conocimiento tradicional de los hongos en las comunidades de estudio es de gran exactitud, desde la perspectiva taxonómica y ecológica occidental. Actualmente existe entre los mixtecos una importante preservación y transmisión oral de conocimiento micológico a las nuevas generaciones. Los habitantes de las localidades estudiadas pueden distinguir y nombrar las partes de los hongos con mucha precisión; agruparlos y asignarle uno o más nombres comunes a hongos comestibles o tóxicos; y ubicar con exactitud el hábitat y la fenología de las especies que utilizan.

A pesar de los fuertes procesos de transculturación existentes y la migración en la región, existe capacidad de recuperación de conocimientos locales, el conocimiento etnomicológico tradicional es dinámico y pervive entre los mixtecos. En este marco, el uso y la gestión sostenible de los hongos silvestres podría ser

una alternativa para el desarrollo integral local, solo si la cosmovisión mixteca se incorpora en los programas regionales.

4.6 LITERATURA CITADA.

Akata, I., B. Ergönül, and F. Kalyoncu. 2012. Chemical compositions and antioxidant activities of 16 wild edible mushroom species grown in Anatolia. *Int. J. Pharmacol.* 8:134-138.

Alavez Ch., R. 1988. *Toponimia Mixteca*. México D.F.: Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social (CIESAS). 158 p.

Alves, M., J., I. C. F. R. Ferreira, A. Martins, and M. Pintado. 2012. Antimicrobial activity of wild mushroom extracts against clinical isolates resistant to different antibiotics. *J. Appl. Microbiol.* 115:v346-357.

Arora, D. 1979. *Mushrooms Demystified*. Ten Speed Press, Berkeley. 959 p.

Arora, D., and S. M. Dunham. 2008. A new, commercially valuable *Chanterelle* species, *Cantharellus californicus* sp. nov., associated with live oak in California, USA. *Econ. Bot.* 62: 376-391.

Barros, L., M. Dueñas, I. C. F. R. Ferreira, P. Baptista, and C. Santos-Buelga. 2009. Phenolic acids determination by HPLC-DAD-ESI/MS in sixteen different Portuguese wild mushrooms species. *Food. Chem. Toxicol.* 47: 1076-1079.

Beaty, F., K., S. P. García, S. R. García, S. J. Ojeda, G. A. San Pablo, y J. A. Santiago. 2012. *Diccionario Básico del Mixteco de Yosondua, Oaxaca*. Instituto Lingüístico de verano (ILV), México D.F. 171 p.

Bernard, H., R. 2011. *Research methods in anthropology: qualitative and quantitative approaches*. Altamira Press, USA. 666 p.

- BMS. 2016. "The Wild Mushroom Pickers' Code of Conduct", The Conservation of wild mushrooms, British Mycological Society, Forestry Commission, English Nature, The National Trust, The Woodland Trust, Association of British Fungus Groups, Peterborough, UK. <http://www.britmycolsoc.org.uk>. 10 de enero de 2016.
- Caballero J., J. 2009. *Ñuu davi yuku yata*. Comunidad, identidad y educación en la Mixteca (México). Universiteit Leiden, Leiden. 339 p.
- Caso A. 1963. Representaciones de los hongos en los códices. *Estudios de Cultura Náhuatl* 4: 27-38.
- Castillo-Guevara, C., C. Lara, y G. Pérez. 2012. Micofagia por roedores en un bosque templado del centro de México. *Rev. Mex. Biodivers.* 83: 772-777.
- Castillo-Guevara, C., J. Sierra, G. Galindo-Flores, M. Cuautle, and C. Lara. 2011. Gut passage of epigeous ectomycorrhizal fungi by two opportunistic mycophagous rodents. *Current Zool.* 57: 293-299.
- Chacón, S. 1988. Conocimiento etnoecológico de los hongos en Plan de Palmar, Municipio de Papantla, Veracruz, México. *Micol. Neotrop. Apl.* 1: 45-54.
- Chang, S., T., and P. G. Miles. 2004. *Mushrooms: Cultivation, nutritional value, medicinal effect, and environmental impact*. CRC Press, Boca Raton. 451 p.
- Chung, K., S., E. C. Choi, B. K. Kim, Y. S. Kim, and Y. H. Park. 1982. Studies on the constituents and culture of Korean basidiomycetes. *Arch. Pharm. Res.* 5: 17-19.
- Cifuentes J., M. Villegas, y L. Pérez-Ramírez. 1986. Hongos. *In*: Lot, A., and F. Chang (eds). *Manual de herbario*. Consejo Nacional de la Flora de México, México D.F. pp: 55-64.
- Comandini, O., A. C. Rinaldi, and T. W. Kuyper. 2012. Measuring and estimating ectomycorrhizal fungal diversity: a continuous challenge. *In*: Pagano, M. (ed).

- Mycorrhiza: occurrence in natural and restored environments. Nova Science Publishers, Inc., New York. pp:165-200.
- Dahlberg, A., D. R. Genney, and J. Heilmann-Clausen. 2010. Developing a comprehensive strategy for fungal conservation in Europe: current status and future needs. *Fungal Ecology* 3: 50-64.
- De Alvarado, F. 1962. 1593. Vocabulario en Lengua Mixteca. Instituto Nacional de Antropología e Historia-Instituto Nacional Indigenista, México, D.F.
- De Ávila B., A. 2004. La clasificación de la vida en las lenguas de Oaxaca. *In: García-Mendoza, A., J., M. J. O. Díaz, y M. Briones-Salas (eds). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-WWF, México D.F. pp: 481-539.*
- De Ávila, B., A. 2008. La diversidad lingüística y el conocimiento etnobiológico. *In: Sarukhán K., J. Soberon, G. Halffter, J. Llorente-Bousquets (eds). Capital natural de México: Conocimiento actual de la biodiversidad. Vol. I. CONABIO, México D.F. pp: 497-556.*
- Del Campo M., R. 1968. Contribución al conocimiento de la nomenclatura micológica Náhuatl. *Bol. Inf. Soc. Mex. Mic.* 2: 25-36.
- Dyk A., and B. Stoudt. 1973. Vocabulario mixteco de San Miguel El Grande. Instituto Lingüístico de Verano (ILV), México, D.F. 132 p.
- Egwin, E., C., R. C. Elem, and R. U. Egwuiche. 2011. Proximate composition, phytochemical screening and antioxidant activity of ten selected wild edible Nigerian mushrooms. *Am. J. Food. Nutr.* 1: 89-94.
- Erickson, E. 2013. Gramática del mixteco de Magdalena Peñasco (*Sa'an ñuu savi*). Instituto Lingüístico de Verano (ILV), México, D.F.
- Estrada-Crocker, C., E. J. Naranjo, and B. Miller B. 1996. The Mexican agouti in Chiapas, México. *Inter. Zoo. News* 270: 385-388.

- Estrada-Martínez, E., G. Guzmán, D. Cibrián T., y R. Ortega P. 2009. Contribución al conocimiento etnomicológico de los hongos comestibles silvestres de mercados regionales y comunidades de la Sierra Nevada (México). *Rev. Interciencia* 34: 25-31.
- Estrada-Torres, A., y R. M. Aroche. 1987. Acervo etnomicológico en tres localidades del Municipio de Acambay, Estado de México. *Rev. Mex. Micol.* 3: 109-131.
- Ferdinand, A., M. Jansen, y G. A. Pérez-Martínez. 1992. Origen e historia de los reyes mixtecos, libro explicativo del llamado Códice Vindobonensis, *Codex Vindobonensis Mexicanus 1* Österreichische Nationalbibliothek, Viena. Fondo de Cultura Económica, México D.F.
- Ferguson, J. 2007. Gramática popular del mixteco del municipio de Tezoatlán, San Andrés Yutatío, Oaxaca. Instituto Lingüístico de Verano (ILV), México D.F. 287 p.
- Fungorum, I. 2014. Index Fungorum. <http://www.indexfungorum.org>. 10 de diciembre 2014.
- Furst, J., L. 1978. *Codex Vindobonensis Mexicanus I: a commentary*. Institute for Mesoamerican Studies, New York. 366 p.
- García-Jiménez, J., R. Singer, E. Estrada, F. Garza-Ocañas, y R. Valenzuela. 2013. Dos especies nuevas del género *Boletus* (Boletales: Agaricomycetes) en México. *Rev. Mex. Biodivers.* 84: S152-S162.
- Garibay-Orijel, R. 2009. Los nombres zapotecos de los hongos. *Rev. Mex. Micol.* 30: 43-61.
- Garibay-Orijel, R., J. Caballero, A. Estrada-Torres, and J. Cifuentes. 2007. Understanding cultural significance, the edible mushrooms case. *J. Ethnobiol. Ethnomed.* 3: 1-18.

- Garibay-Orijel, R., J. Cifuentes, A. Estrada-Torres, and J. Caballero. 2006. People using macro-fungal diversity in Oaxaca, México. *Fungal Diversity* 21: 41-67.
- Garibay-Orijel, R., M. Martínez-Ramos, y J. Cifuentes. 2009a. Disponibilidad de esporomas de hongos comestibles en los bosques de pino-encino de Ixtlán de Juárez, Oaxaca. *Rev. Mex. Biodivers.* 80: 521-534.
- Garibay-Orijel, R., J. Cordova, J. Cifuentes, R. Valenzuela, T. A. Estrada, and A. Kong. 2009b. Integrating wild mushrooms use into a model of sustainable management for indigenous community forests. *For. Ecol. Manage.* 258:122-131.
- González-Elizondo, M. 1991. Ethnobotany of the southern Tepehuan of Durango, México: I. Edible Mushrooms. *J. Ethnobiol.* 11: 165-173.
- Guzmán, G. 1980. Las intoxicaciones producidas por hongos. *Ciencia y Desarrollo (CONACYT)* 32: 129-134.
- Guzmán, G. 1997. Los nombres de los hongos y lo relacionado con ellos en América Latina. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa México. 346 p.
- Guzmán, G. 1998. Análisis cualitativo y cuantitativo de la diversidad de los hongos en México (Ensayo sobre el inventario fúngico del país). *In: Halffter G. (ed). La diversidad biológica de Iberoamérica II. CYTED e Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México. pp:111-175.*
- Guzmán, G. 1998. Inventorying the fungi of Mexico. *Biodivers. Conserv.* 7: 369-384.
- Guzmán, G. 2003. Fungi in the Maya Culture: Past, Present and Future. *In: Gómez-Pompa, A., M. F. Allen, S. L. Fedick, and J. J. Jiménez-Osorio (eds). The Lowland Maya Area. Food Products Press, Nueva York. pp:315-325.*
- Guzmán, G. 2008a. Análisis de los estudios sobre los Macromycetes de México. *Rev. Mex. Micol.* 28: 7-15.

- Guzmán, G. 2008b. Diversity and use of traditional Mexican medicinal fungi. A review. *I. J. Med. Mushrooms* 10: 209-217.
- Guzmán, G. 2011. El uso tradicional de los hongos sagrados: pasado y presente. *Etnobiología* 9: 1-21.
- Guzmán, G., and F. Ramírez-Guillén. 2001. The *Amanita caesarea*-complex. *Biblioteca Mycologica*, Cramer, Berlin. 66 p.
- Hall, I., R., Y. Wang, and A. Amicucci. 2003. Cultivation of edible ectomycorrhizal mushrooms. *Trends Biotechnol.* 21:433-438.
- Hawksworth, D., L. 2001. The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. *Micol. Res.* 105: 1422-1432.
- Heim, R., R. Cailleux, R. G. Wasson, and P. Thévenard. 1996. Nouvelles investigations sur les champignons hallucinogènes. *Arch. Mus. Nat. Hist. Nat.* 7: 115-218.
- INALI-DOF. 2008. Catálogo de las Lenguas Indígenas Nacionales: Variantes Lingüísticas de México con sus autodenominaciones y referencias geoestadísticas. México D.F.
- INALI-DOF. 2010. Programa de Revitalización, Fortalecimiento y Desarrollo de las Lenguas Indígenas Nacionales 2008-2012, PINALI. México D.F.
- INEGI. 2010a. Censo general de Población y Vivienda. México D.F.
- INEGI. 2010b. Compendio de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. México D.F.
- Islam, F., and S. Ohga. 2012. The Response of Fruit Body Formation on *Tricholoma matsutake* *In Situ* Condition by Applying Electric Pulse Stimulator. *ISRN Agron.* 462724:1-6.

- Jansen, M., and G. A. Pérez. 2007. *Encounter with the Plumed Serpent*. University Press of Colorado, Boulder CO.
- Jansen, M., y G. A. Pérez. 2008. Paisajes sagrados: códigos y arqueología de *Ñuu Dzaui*. *Revista Itinerarios* 8: 83-112.
- Jiménez, M., W., and H. S. Mateos. 1940. *Códice de Yanhuítlán (est. prel.)*, ed. facs. Museo Nacional, México D.F.
- Karwa, A., A. Varma, and M. Rai. 2011. Edible ectomycorrhizal fungi: cultivation, conservation and challenges. *In*: Rai, M., and A. Varma (eds). *Diversity and biotechnology of ectomycorrhizae*. *Soil biology* 25. Springer, Berlin. pp: 429-453.
- Kirk, P., M., P. F. Cannon, J. C. David, and J. A. Stalpers. 2001. *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*. CABI, Wallingford. 650 p.
- Kuiper, H., A. 2003. *Ita, ku'ú, yau, yua, yuku, yutnu, xí'í*; diccionario enciclopédico de plantas. Mixteco de San Juan Diuxi y Santiago Tilantongo. Instituto Lingüístico de Verano (ILV), México D.F. 48 p.
- Largent, D., C., D. Johnson, and R. Watling. 1980. *How to Identify Mushrooms to genus III: Microscopic Features*. Mad River Press, Eureka. 148 p.
- Leal, R., A., L. Barros, J. C. M. Barreira, M. J. Sousa, A. Martins, C. Santos-Buelga, and I. C. F. R. Ferreira. 2013. Portuguese wild mushrooms at the "pharmatrition" interface: Nutritional characterization and antioxidant properties. *Food. Res. Int.* 50: 1-9.
- Li, N., T. B. Ng, J. H. Wong, J. X. Qiao, Y. N. Zhang, R. Zhou, R. R. Chen, and F. Liu. Separation and purification of the antioxidant compounds, caffeic acid phenethyl ester and caffeic acid from mushrooms by molecularly imprinted polymer. *Food. Chem.* 139: 1161-1167.
- Lincoff, G., H. 1981. *The Audobon Society Field Guide to North American Mushrooms*. Chanticleer Press, New York. 926 p.

- Liu, K., J. Wang, L. Zhao, and Q. Wang. 2013. Anticancer, antioxidant and antibiotic activities of mushroom *Ramaria flava*. *Food. Chem. Toxicol.* 58: 375-380.
- Liu, Y., T., J. Sun, S. K. Rao, Y. J. Su, and Y. J. Yang. 2013. Antihyperglycemic, antihyperlipidemic and antioxidant activities of polysaccharides from *Catathelasma ventricosum* in streptozotocin induced diabetic mice. *Food. Chem. Toxicol.* 57: 39-45.
- Llorente-Bousquets, J., and S. Ocegueda. 2008. Estado del conocimiento de la biota. *In: Soberanes, J., G. Halfter, and J. Llorente-Bousquets (eds). Capital natural de México: Conocimiento actual de la biodiversidad.* CONABIO, México D.F. pp: 283-322.
- Martínez-Peña, F., J. A. Oria de Rueda, y T. Ágreda. 2011. Manual para la gestión del recurso micológico forestal en Castilla y León. Serie Técnica de la Junta de Castilla y León, 453. <http://www.micosylva.com/manual/>. 15 de noviembre de 2015.
- Mindek, D. 2003. Mixtecos. Pueblos Indígenas del México Contemporáneo. México D.F.: CDI-PNUD. 31 p.
- Mitobe, K., K. Kudo, and N. Yoshimura. 2001. Improvement production of fruit-body of *Lentinula edodes* by Electrical Stimulation in Artificial Bed-Blocks. *J. Inst. Electrostat. Jpn.* 25: 149-152.
- Montoya, A., N. Hernández, C. Mapes, A. Kong, and A. Estrada-Torres. 2008. The collection and sale of wild mushrooms in a community of Tlaxcala, México. *Econ. Bot.* 62: 413-424.
- Moore, D. 2001. The contribution of national mycological societies: establishing a British Mycological Society policy. *In: Moore, D., M. M. Nauta, S. E. Evans, and M. Rotheroe. Fungal Conservation: issues and solutions.* Vol. 22. Cambridge University Press. pp: 223-241.

- Moro, C., I. Palacios, M. Lozano, M. D'arrigo, E. Guillamón, A. Villares, J. A. Martínez, and A. García-Lafuente. 2012. Anti-inflammatory activity of methanolic extracts from edible mushrooms in LPS activated RAW 264.7 macrophages. *Food Chem.* 130: 350-355.
- Navarrete L., F. 2008. Los pueblos indígenas de México. CDI, México D.F. 141 p.
- Nukata, M., T. Hashimoto, I. Yamamoto, Nobukilwasaki, M. Tanaka, and Y. Asakawa. 2002. Neogrifolin derivatives possessing anti-oxidative activity from the mushroom *Albatrellus ovinus*. *Phytochemistry* 59: 731-737.
- Ohga, S., and S. Iida. 2001. Effect of electric impulse on sporocarp formation of ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* in Japanese red pine plantation. *J. Forest Res.* 6: 37-41.
- Ohga, S., S. Iida, C. D. Koo, and N. S. Cho. 2001. Effect of electric impulse on fruit body production of *Lentinula edodes* in the sawdust-based substrate. *J. Jpn. Soc. Mushroom Sci. Biotech.* 9:7-12.
- Olivo-Aranda, F., and T. Herrera. 1994. Las especies de *Schizophyllum* en México, su distribución ecológica y su importancia etnomicológica. *Rev. Mex. Micol.* 10: 21-32.
- Ott, J., G. Guzmán, J. Romero, and J. L. Díaz. 1975. Nuevos datos sobre los supuestos licoperdáceos psicotrópicos y dos casos de intoxicación provocados por hongos del género *Scleroderma* en México. *Bol. Soc. Mex. Micol.* 9: 67-76.
- Pensinger, B., J. 1974. Diccionario mixteco del pueblo de Chayuco (Este de Jamiltepec). Instituto Lingüístico de Verano (ILV)-SEP, México D.F. 151 p.
- Pérez, J., G., A. 2003. Sahìn Sàu. Curso de Lengua Mixteca (variante de *Ñuu Ndéyá*). Universidad de Leiden- Colegio Superior para la Educación Integral Intercultural de Oaxaca, México. 238 p.

- Pérez-Moreno, J., M. Martínez-Reyes, A. Yescas-Pérez, A. Delgado-Alvarado, and B. Xoconostle-Cázares. 2008. Wild mushrooms markets in Central México and a case study at Ozumba. *Econ. Bot.* 62:425-436.
- Pérez-Silva, E., M. Esqueda, T. Herrera T, y M. Coronado. 2006. Nuevos registros de Agaricales de Sonora, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 77: 23-33.
- Pérez-Silva, E., y T. Herrera. 1991. Iconografía de macromicetos de México. I *Amanita*. Instituto de Biología-UNAM, México, D.F. 136 p.
- Phillips, R. 1981. *Mushrooms and other fungi of Great Britain and Europe*. Pan Books, London. 287 p.
- Polaco O., J., G. Guzmán, L. G. Dávalos, y L. T. Álvarez. 1982. Micofagia en la rata montera *Neotoma mexicana* (Mammalia, Rodentia). *Bol. Soc. Mex. Micol.* 17: 114-119.
- Puttaraju, N., G., S. U. Venkateshaiah, S. M. Dharmesh, S. M. Urs, and R. Somasundaram. 2006. Antioxidant activity of indigenous edible mushrooms. *J. Agric. Food Chem.* 54: 8530-8537.
- Ramírez-Cruz, V., G. Guzmán, y F. Ramírez-Guillén. 2006. Las especies del género *Psilocybe* conocidas del estado de Oaxaca, su distribución y relaciones étnicas. *Rev. Mex. Micol.* 23: 27-36.
- Ravicz, R. 1960. La Mixteca en el estudio comparativo del hongo alucinante. *Anales del INAH* 13: 73-92.
- Rinaldi, A., C., O. Comandini, and T. W. Kuyper. 2008. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Divers* 33: 1-45.
- Ruan-Soto, F., J. Cifuentes, R. Mariaca, F. Limón, L. Pérez-Ramírez, y S. Sierra-Galván. 2009. Uso y manejo de hongos silvestres en dos comunidades de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Rev. Mex. Micol.* 29: 61-72.

- Ruan-Soto, F., R. Garibay-Orijel, and J. Cifuentes. 2006. Process and dynamics of traditional selling wild edible mushrooms in tropical México. *J. Ethnobiol. Ethnomed.* 2: 1-13.
- Ruan-Soto, F., R. Garibay-Orijel, y J. Cifuentes. 2004. Conocimiento Micológico Tradicional en la Planicie Costera del Golfo de México. *Rev. Mex. Micol.* 19: 57-70.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México D.F. 432 p.
- Sandoval C., C. 2002. *Investigación cualitativa. Programa de especialización teórica, métodos y técnicas de investigación social*. ICFES, Bogotá, Colombia.
- Sarikurkcü, C., B. Tepe, D. K. Semiz, and M. H. Solak. 2010. Evaluation of metal concentration and antioxidant activity of three edible mushrooms from Mugla, Turkey. *Food. Chem. Toxicol.* 48: 1230-1233.
- Sarikurkcü, C., B. Tepe, D. K. Semiz, and M. H. Solak. 2010. Evaluation of metal concentration and antioxidant activity of three edible mushrooms from Mugla, Turkey. *Food. Chem. Toxicol.* 48: 1230-1233.
- Schultes, R., E., y A. Hofmann. 1982. *Plantas de los Dioses. Orígenes del uso de los alucinógenos*. Fondo de Cultura Económica, México D.F. 208 p.
- SEP. 1979. *Tutú ndee tnúhu daú* (Abecedario Mixteco de Peñoles). Secretaría de Educación Pública- Instituto Lingüístico de Verano (ILV), México D.F. 39 p.
- Sepúlveda M., T. 1999. *Procesos por idolatría al cacique, gobernadores y sacerdotes de Yanhuitlán, 1544-1546*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México. 304 p.
- Shepard, G., H., D. Arora, and A. Lampman. 2008. The grace of the flood: classification and use of wild mushrooms among the highland maya of Chiapas. *Econ. Bot.* 62: 437-470.

- Singer, R., J. García, and L. D. Gómez. 1990. The Boletineae of Mexico and Central America. I-II. *Nova Hedwigia* 98: 1-72.
- Singer, R., J. García, and L. D. Gómez. 1991. The Boletineae of Mexico and Central America III. *Nova Hedwigia* 102: 1-99.
- Singer, R., J. García, and L. D. Gómez. 1992. The Boletineae of Mexico and Central America IV. *Nova Hedwigia* 105:1-62.
- Small, W., P., and G. J. Turner. 2012. *Nakuā́a o tú'un kō*: Leamos nuestro idioma. Mixteco de San Juan Coatzospan. 108 p.
- Smith, M., E. 1973. *Picture Writing from Sothern Mexico; Mixtec place Signs and Maps*. University of Oklahoma Press, Norman. 348 p.
- Spores, R. 2008. La Mixteca y los mixtecos: 3000 años de adaptación cultural. *Rev. Arqueol. Mex.* 15: 28-33.
- Toledo, V., M., P. Alarcón-Chaires, P. Moguel, M. Olivo, A. Cabrera, E. Leyequien, y A. Rodríguez-Aldabe. 2001. El Atlas Etnoecológico de México y Centroamérica: Fundamentos, Métodos y Resultados. *Etnoecológica* 8: 7-41.
- Tullos, R., E., and Z. L. Yang. 2015. *Studies in the Amanitaceae*. <http://www.amanitaceae.org/>
- Tulloss, R., E. 1994. Type studies in *Amanita* section *Vaginatae* I: Some taxa described in this Century (studies 1-23) with notes on description of spores and refractive hyphae in *Amanita*. *Mycotaxon* 52: 305-396.
- Ukawa, Y., H. Ito, and M. Hisamatsu. 2000. Antitumor effects of (1→3)- β -D-Glucan and (1→6)- β -D-Glucan purified from newly cultivated mushroom, Hatake shimeji (*Lyophyllum decastes* Sing.). *J Biosci. Bioeng.* 90: 98-104.

- USDA, ARS. 2014. National Genetic Resources Program: Germplasm Resources Information Network - (GRIN). <http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/genform.pl>
- Valadez, R., A. Moreno-Fuentes, y G. Gómez. 2011. Cujtlacocho, El Huitlacocho. Universidad Nacional Autónoma de México-Instituto de Investigaciones Antropológicas, México D.F. 138 p.
- Valenzuela, V., H., T. Herrera, M. I. Gaso, E. Pérez-Silva, y E. Quintero. 2004. Acumulación de radiactividad en hongos y su relación con los roedores en el bosque del centro nuclear de México. *Rev. Int. Cont. Amb.* 20: 41-146.
- Wasson, R., G. 1983. El hongo maravilloso: Teonanacatl. Micolatría en Mesoamérica. Fondo de Cultura Económica, México D.F. 307 p.
- Watling, R. 1997. The business of fructification. *Nature* 385: 299-300.
- Yun, W., and I. R. Hall. 2004. Edible ectomycorrhizal mushrooms: challenges and achievements. *Can. J. Bot.* 82: 1063-1073.

CAPITULO V

INTERACCIÓN DE LA MESOFAUNA DEL SUELO (ACARI Y COLLEMBOLA) CON LOS HONGOS ECTOMICORRÍZICOS COMESTIBLES SILVESTRES

5.1 RESUMEN

El suelo es un ecosistema vivo, complejo y dinámico, en el que se desarrollan procesos vitales para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres. El ciclo de los nutrientes está estrechamente asociado con la descomposición de la materia orgánica y, las comunidades de la fauna edáfica son importantes mediadores de la mayor parte de las transformaciones. Una parte importante de la dieta de los grupos más relevantes de la fauna edáfica, lo conforman las hifas y esporas de una gran diversidad de hongos, cumpliendo funciones como vectores de esporas e indicadores de las condiciones del suelo y del ecosistema por sus características biológicas únicas. Los macromicetos desempeñan funciones ecológicas y proporciona hábitat y fuente de alimento para invertebrados en los bosques. Para comprender la función y características ecológicas de la mesofauna en los macromicetos, se evaluó la mesofauna presente en esporomas de hongos ectomicorrízicos comestibles (HEC) recolectados en cronosecuencias de *Quercus magnoliifolia*. Con base a sus características morfológicas, se identificaron, contabilizaron y se comparó riqueza de órdenes y subórdenes de ácaros y colémbolos entre los HEC, utilizando curvas de rarefacción e histogramas. Se obtuvo un total de 4 692 individuos de colémbolos y ácaros, siendo más abundantes la clase Collembola (97.91%), orden Poduromorpha (96.06%) y morfoespecies de la familia Hypogastruridae (87.5%). La subclase Acari

representó el 2.09% con especies de Mesostigmata y Oribatida. La riqueza estimada de colémbolos y ácaros fue mayor en *Russula mexicana* y menor en *Lactarius volemus*, mientras que las abundancias más bajas se presentaron en *Ramaria aff. fennica*, *Amanita aff. basii* y *Cantharellus cibarius* s.l., lo que indica las preferencias alimenticias por ciertas especies de HEC. Los Poduromorpha, prefieren habitar y alimentarse de HEC en comparación con los ácaros y colémbolos Entomobryomorpha, y al parecer son más tolerantes a los compuestos tóxicos que se presentan en especies de *Russula* y *Lactarius*. *Russula mexicana* predominó en toda la estación de lluvias y en todos los sitios de muestreo y fue la más preferida por ácaros y colémbolos. *Cantharellus cibarius* s.l. y *Amanita sect. caesarea*, tienen mayor potencial de comercialización, por presentar menor abundancia de microartrópodos.

Palabras clave: Microartrópodos, esporomas, Poduromorpha, Oribatida, *Russula mexicana*.

5.2 INTRODUCCIÓN

La diversidad biológica o biodiversidad, según la definición de la ONU, es "la variabilidad de organismos vivos de cualquier fuente, incluidos, entre otros, terrestres, marinos y otros ecosistemas acuáticos y los complejos ecológicos de los que forman parte: esto incluye la diversidad dentro de cada especie, entre las especies y de los ecosistemas" (Magurran, 2010). La biodiversidad en la naturaleza es de suma importancia, ya que mejora la sostenibilidad y resiliencia del ecosistema. La conservación del hábitat, es un componente esencial en la

gestión de los recursos naturales para el mantenimiento de la diversidad de especies. Sin embargo, a menudo se pasa por alto a las especies que viven en microhábitats, como por ejemplo microartrópodos del suelo, los cuales no responden necesariamente a los mismos factores ambientales que los macroorganismos (Zeische y Roth, 2008).

Los microorganismos y microartrópodos, rara vez son considerados en los programas de conservación de la biodiversidad, a pesar de la riqueza de especies y la importancia funcional que estos desempeñan en los ecosistemas. Actualmente, los métodos utilizados para evaluar su diversidad o su distribución no están bien establecidos, por lo que, es fundamental estimar escalas apropiadas y factores ambientales relevantes, tanto para micro y macroorganismos (Griffith, 2012, Okabe, 2013).

El suelo es un ecosistema vivo, complejo y dinámico, en el que se desarrollan procesos vitales para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres. En él se llevan a cabo la descomposición de la materia orgánica y el ciclo de nutrientes que son controlados, principalmente, por la actividad biológica, la cual depende en última instancia de la temperatura y la humedad (Fragoso *et al.*, 2001). La descomposición de la materia orgánica, que ocurre principalmente por actividad enzimática de hongos y bacterias, en gran parte es realizada por ácaros, milpiés, lombrices de tierra y termitas, los cuales trituran los residuos de plantas y animales, y dispersan los propágulos microbianos, de ahí que se les denomine “descomponedores o transformadores de hojarasca”. El ciclo de los nutrientes, está estrechamente asociado con la descomposición de la materia orgánica donde,

los microorganismos y los microartrópodos (ácaros y colémbolos), son los principales mediadores de la mayor parte de las transformaciones. Algunos de estos microorganismos, incrementan la cantidad y eficiencia de la absorción de nutrientes por la vegetación, mediante la formación de asociaciones simbióticas como las micorrizas y la fijación de N₂ en nódulos de las raíces (Swift *et al.*, 2012).

La relación insecto-hongo más frecuente en la naturaleza se manifiesta a través del uso de los hongos como fuente de alimento (Palacios-Vargas y Gómez-Anaya, 1994). Una parte importante de la dieta de los grupos más relevantes de la fauna edáfica, entre ellos los ácaros y colémbolos, la conforman las hifas y esporas de una gran diversidad de hongos inferiores y superiores (Christiansen, 1964). Asimismo, los hongos superiores o macromicetos también desempeñan funciones ecológicas importantes en el ecosistema, como descomponedores y proporcionando hábitat y fuente de alimento para los invertebrados en los bosques (Komonen, 2003). La fauna presente en los hongos macromicetos, entre ellos los microartrópodos, cumple funciones como vectores de esporas, descomponedores del cuerpo fructífero y/o reguladores de las poblaciones que cohabitan en ese microhábitat (Okabe, 1999). De igual forma, estos pueden ser indicadores de las condiciones del suelo y del ecosistema, ya que son sensibles a las perturbaciones por sus características biológicas únicas (Gulvik, 2007; Walter y Proctor, 2013).

Aunado a lo anterior, diversos hongos superiores o macromicetos, entre ellos los ectomicorrízicos, tienen importancia económica por su demanda, como alimento o nutracéuticos, en el mercado internacional (Pilz y Molina, 1996). De acuerdo con lo anterior, comprender la función y características ecológicas de la

mesofauna presente en los hongos ectomicorrízicos silvestres, puede mejorar la comprensión sobre la importancia de su conservación y de los ecosistemas en los que habitan.

5.2.1 Clasificación de la fauna edáfica

La fauna del suelo puede clasificarse con base en los siguientes criterios: a) permanencia en el suelo, b) adaptación y preferencia al suelo, c) tamaño del cuerpo y d) régimen alimenticio. Para esto, se toman en cuenta aspectos de tipo morfológico (forma y pigmentación), la movilidad que tienen en las diferentes capas del suelo, la sensibilidad química y mecánica, la sensibilidad a la luz (fotofobia) y, la resistencia a la humedad y a la desecación (Christiansen, 1964).

a) Permanencia en el suelo. Se clasifican en: i) Los **geobiontes** o **fauna permanente**, son aquellas especies que permanecen todo su ciclo biológico dentro del suelo. Dependiendo de su hábitat, los geobiontes presentan ciertas adaptaciones morfológicas, como son: forma y tamaño de su cuerpo, presencia de estructuras sensoriales, reducción de los ojos, la ausencia o disminución del pigmento corporal, el tipo de sistema de locomoción y estructuras aptas para cavar. ii) Los **periódicos** o **eventuales**, cuando únicamente el adulto sale del suelo para reproducirse. iii) Los **geófilos** o **temporales** permanecen sólo una parte de su ciclo biológico en el suelo, como los insectos que tienen una fase de pupa (holometábolos), especies que buscan refugio para hibernar o depositar sus huevecillos, o bien depredadores que buscan presas para alimentarse en determinadas horas del día o de la noche. iv) Los **transitorios**, son especies que

utilizan la hojarasca, troncos en descomposición o la parte superficial del suelo para hibernar, pero todo su ciclo biológico habitan en el follaje o tronco de árboles (Wallwork, 1970).

b) Adaptación y preferencia del suelo. La abundancia y la diversidad de la fauna edáfica disminuyen conforme a la profundidad del suelo. Con base a la codificación de Krause en 1929, Christiansen (1964) los agrupa en: i) Los **epiedáficos**, que son especies que viven en la superficie del suelo y hojarasca, especies muy ágiles, con muchas sedas, con antenas, patas y fúrcula muy largas, como colémbolos de las familias Entomobryidae y Sminthuridae. ii) Los **hemiedáficos**, son especies que habitan el suelo orgánico y presentan una reducción en el tamaño de sus antenas, sedas y fúrcula, como los colémbolos de la familia Hypogastruridae. iii) Los **euedáficos**, son aquellos que se encuentran en el suelo mineral, en los intersticios de suelo, y muestran una disminución o carencia total de pigmento, ojos y fúrcula. Por ejemplo, los colémbolos de la familia Tullbergiidae. iv) Las **troglomorfas**, que son organismos que se encuentran en las cuevas y carecen de pigmento y ojos. v) Las **sinecomorfas**, son aquellas especies que habitan en los nidos de insectos sociales, como hormigueros y termiteros.

c) Tamaño del cuerpo. Wallwork (1970), con base en la **longitud del cuerpo**, clasifica a la mesofauna edáfica en: i) **microfauna**, se encuentra constituida por organismos menores de 0.2 mm; en este grupo se encuentran especies de protozoarios, ácaros, tardígrados, nematodos y rotíferos; ii) **mesofauna**, agrupa especies cuya longitud del cuerpo es de 0.2 a 10 mm; en este grupo se incluyen ácaros, colémbolos, tardígrados, proturos, entre otros; y iii) **macrofauna**,

comprende a los organismos con una longitud mayor a 10 mm, como coleópteros, isópodos, moluscos, lumbrícidos, entre otros. Por otra parte, Swift *et al.* (1979), hace una clasificación con base en el **ancho del cuerpo**: i) **microfauna**, que está constituida por organismos menores de 0.1 mm; en este grupo se incluyen especies de nematodos, rotíferos, protozoarios y ácaros; ii) **mesofauna**, lo constituyen especímenes mayores cuyo ancho del cuerpo se encuentra entre 0.1 a 2 mm; aquí se incluyen los colémbolos, dipluros, proturos, pseudoescorpiones, arácnidos y otros grupos de ácaros, así como algunas especies pequeñas de coleópteros, diplópodos, quilópodos e isópodos; iii) **macrofauna**, que mide de 2 a 20 mm, como especies de termitas, hormigas, arácnidos, coleópteros, lombrices, entre otros; y iv) **megafauna**, es aquella donde se incluyen especies que miden más de 20 mm, como algunos escarabajos, milpiés, ciempiés y grillos. El ancho del cuerpo está relacionado con los microhábitats del suelo. Por ejemplo, la microfauna habita en las películas de agua y la mesofauna en los espacios porosos llenos de aire.

Debido a que esta clasificación es convencional y muchos artrópodos pequeños pueden considerarse microfauna en su etapa juvenil y meso e incluso macrofauna, cuando son adultos, es más recomendable utilizar el término microartrópodos para designar a los diminutos artrópodos ápteros (Palacios-Vargas, 2003).

d) Régimen alimenticio. De acuerdo con las preferencias alimenticias, se clasifican en seis tipos (Krantz y Lindquist, 1979): i) Los **macrofitófagos** son los organismos que consumen restos de plantas superiores, o bien tejidos de plantas

superiores en descomposición; ii) Los **microfitófagos** son aquellos organismos que se nutren de la “microflora” viva (hongos, bacterias y algas); iii) Los **micófagos**, se refiere a los organismos que se alimentan de hongos; iv) Los **depredadores** o **zoófagos** consumen animales vivos, que son atrapados por ellos mismos; v) Los **necrófagos** son los que consumen carroña; y vi) Los **coprófagos** se alimentan de la materia fecal de diversos animales.

5.2.2 Generalidades de la Subclase Acari

Los ácaros representan el grupo más diverso de la clase *Arachnida*, del phylum Arthropoda (Zhang, 2011). Son los microartrópodos terrestres más antiguos, conociéndose fósiles del Devónico temprano, de hace aproximadamente 400 millones de años (Ma) (Norton, 1988). Son organismos cosmopolitas, con una gran variedad de preferencias alimenticias, se interrelacionan con prácticamente todos los seres vivos y, se encuentran en todo tipo de ambientes terrestres y acuáticos (marinos, salobres y dulceacuícolas) (Pérez *et al.*, 2014). Los artrópodos representan el 90% de la fauna edáfica, siendo los de mayor importancia los representados por la mesofauna, cuya riqueza y abundancia es mayor en ecosistemas conservados lo que se refleja en una mayor calidad y cantidad de materia orgánica (Palacios-Vargas *et al.*, 2014). Los ácaros son mega diversos, se estima que existen alrededor de 500 000 a 1 millón de especies (Hammond, 1992; Walter y Proctor, 2013), de los cuales, 54 617 especies se han registrado a nivel mundial (Zhang, 2011; Palacios-Vargas *et al.*, 2014).

Los primeros datos de la acarofauna del Nuevo Mundo fueron recopilados en la obra "Systema Naturae" de Linneo (1778). En México, los primeros estudios sobre ácaros se realizaron a finales del siglo XIX con las aportaciones del médico naturalista Alfredo Dugès sobre ácaros acuáticos y en la obra "Biologia Centrali-Americana" del profesor Otto Stoll, se mencionan 16 especies nuevas para la ciencia para México, de las 55 enlistadas (Stoll, 1886-1893). Posteriormente en el siglo XX, el profesor Sandor Mahunka de la Academia de Ciencias de Hungría en los años ochenta realizó importantes descripciones de oribátidos mexicanos, haciendo alusión a la cultura mexicana nombró a una especie como *Oppiella tequila* (Mahunka, 1982). En los noventa, conjuntamente con el Dr. Palacios Vargas, trabajaron juntos en la descripción de otras especies de varios estados de la República Mexicana (Borhidi *et al.*, 1996). Cabe resaltar las aportaciones de la Dra. Anita Hoffmann, considerada la pionera de la acarología mexicana, quien durante su trayectoria académica profundizó en el conocimiento de los ácaros prostigmados de la familia Trombiculidae, parásitos del hombre y vertebrados. Asimismo, recopiló y documentó la diversidad de los ácaros de México, incluyendo la descripción de aproximadamente 60 taxones. En 1991, dona al Instituto de Biología de la UNAM la más importante colección acarológica de México, conformada por más de 100 mil ejemplares pertenecientes aproximadamente a mil especies de 149 familias de ácaros, única en el país e incluida desde 1979 en el índice de colecciones de acarología del mundo. Entre sus múltiples aportaciones, se incluye el primer catálogo de ácaros en el país, registrando un total de 2 343 especies, el cual es una aportación esencial en el conocimiento de la biodiversidad

de nuestro país (Hoffmann y Vázquez, 1986; Hoffmann, 1990; Hoffmann y López-Campos, 2000; Hoffmann y López-Campos, 2002; Hoffmann *et al.*, 2004).

5.2.2.1 Hábitat y distribución

La gran diversidad de los ácaros se ve reflejada en las relaciones que establecen con otros seres vivos (animales, plantas y hongos), entre las que destacan la foresia (a través de insectos que los transportan de un sitio a otro) (Binns, 1982; Houck y Oconnor, 1991, Walter y Proctor, 2013; Hofstetter y Moser, 2014), el comensalismo (Eickwort, 1990; Walter y Proctor, 2013) y el parasitismo (Sammataro y Needham, 1996; Walter y Proctor, 2013). Sin embargo, también existen especies de vida libre, como la edáfica, que en forma forética o por medio de movimientos verticales a través del perfil del suelo y la hojarasca, tienden a salir y a subir por las rocas, los troncos, ramas de las plantas y esporomas de hongos, llegando a establecerse por algún tiempo en sitios que les brindan condiciones climáticas favorables, seguridad y fuente de alimento (Hoffmann y Riverón, 1992).

De acuerdo a sus hábitos alimenticios, los ácaros de vida libre pueden clasificarse en: i) los microfitófagos, que se alimentan de la “microflora” viva, entre los que se incluyen los ficófagos (algas), bacteriófagos (bacterias), micófagos (hongos), briófagos (musgos), fitófagos (hongos, polen, néctar), polinívoros (polen) y criptógamos (helechos); ii) los saprófagos o detritófagos que se alimentan de los tejidos de plantas o animales muertos, entre los que se incluyen las necrófagas, coprófagas, xilófagos (madera muerta); y iii) los depredadores o zoófagos, entre los que se incluyen aquellos que se alimentan de nematodos y otros

microartrópodos, preferentemente colémbolos, huevos o estados juveniles de diversos insectos, arácnidos y otros ácaros (Krantz y Lindquist, 1979; Hoffmann y Riverón, 1992; Krantz, 2009; Walter y Proctor, 2013).

En México, Pérez *et al.* (2014), menciona que la riqueza de ácaros registrada es de 2 625 especies clasificadas en 5 de los 6 órdenes (excepto Holothyrida): Opilioacarida, Mesostigmata, Ixodida, Trombidiformes (Suborden Prostigmata) y Sarcoptiformes, lo que representa el 4.8% de la riqueza del mundo. Sin embargo, Palacios-Vargas *et al.* (2014) menciona que la riqueza registrada en el país es de 3 000 especies.

5.2.2.2 Taxonomía

Actualmente, los ácaros se les consideran una subclase de la clase Arachnida. Lindquist *et al.* (2009), proponen su división en dos superórdenes que incluyen diversos órdenes: 1) Parasitiformes (=Anactinotrichida), que incluye a los órdenes: Opilioacarida (=Notostigmata), Holothyrida, Ixodida y Mesostigmata. 2) Acariformes (=Actinotrichida), en el cual se incluyen los órdenes: Trombidiformes (con dos subórdenes Sphaerolichida y Prostigmata) y Sarcoptiformes (con dos subórdenes: Endeostigmata y Oribatida, dentro de éste último la Cohorte Astigmatina [Astigmata]). Dentro del grupo de mesofauna edáfica, se pueden encontrar frecuentemente especies que se incluyen dentro del orden Mesostigmata, suborden Prostigmata, suborden Oribatida y cohorte Astigmata (Palacios-Vargas *et al.*, 2014), y en menor cantidad del suborden Endeostigmata y Sphaerolichida.

1) Parasitiformes.

a) Orden Mesostigmata. Su tamaño va desde los 0.2 a 4.5 mm (Lindquist *et al.*, 2009). Se caracterizan por presentar quelíceros en forma de pinzas con tres artejos. La mayoría son depredadores de vida libre en hojarasca, madera en descomposición, composta, estiércol de herbívoros, carroña, nidos, polvo de la casa o los sistemas basados en detritos similares. Estos depredadores suelen ser abundantes y voraces, lo cual regula las poblaciones de otros pequeños invertebrados en sus hábitats. Algunas especies son parásitos o simbioses de mamíferos, aves, reptiles o artrópodos (Walter y Proctor, 2013). Son ectoparásitos de murciélagos, abejas y depredadores de otros ácaros (Palacios-Vargas *et al.*, 2014). Asimismo, se alimentan de las esporas e hifas de hongos, polen (familia Phytoseiidae), néctar y otros fluidos de plantas (Walter y Proctor, 2013). En el suelo consumen humus (Palacios-Vargas *et al.*, 2014), son depredadores de nematodos (Walter y Ikonen, 1989) y microartrópodos (colémbolos) (Walter y Proctor, 2013).

Es el orden más diverso y ampliamente distribuido teniéndose registros de 109 familias, 878 géneros y 11 424 especies en el mundo (Zhang, 2011). Sin embargo, Walter y Proctor (2013) estiman el registro de 110 familias, 916 géneros y 12 017 especies en el mundo. En México, Hoffman y López Campos (2000), y Palacios-Vargas *et al.* (2014), mencionan que se encuentran registradas 431 especies. Sin embargo, Pérez *et al.* (2014), con base en una revisión sobre los estudios realizados para el orden Mesostigmata en el país, indican que se ha registrado 507 especies, incluidas en 50 familias y 158 géneros, lo que representa el 4.4% del total mundial.

2) Acariformes.

Orden Trombidiforme:

a) suborden Sphaerolichida. Son pequeños ácaros edáficos, pero rara vez se encuentran en grandes cantidades. Por lo general no tienen sistema traqueal y sus quelíceros son quelados y dentados. Algunas especies son micófagas y otras depredadoras. Las especies conocidas se han encontrado en el musgo, suelo y hojarasca y son presumiblemente depredadores de emboscada, se alimentan de otros microartrópodos (Walter *et al.*, 2009). A nivel mundial se registran 21 especies ubicadas en 2 familias monotípicas (Lordalychidae y Sphaerolichidae) (Zhang *et al.*, 2011). Sin embargo, Walter y Proctor (2013) estiman el registro de 25 especies en el mundo. En México se ha registrado únicamente un género y una especie de la familia Lordalychidae (Pérez *et al.*, 2014).

b) suborden Prostigmata. Los prostigmatidos forman un grupo diverso y heterogéneo de ácaros terrestres o acuáticos, siendo fitófagos, saprófagos, parásitos o depredadores. Su cuerpo mide de 0.1 a 10 mm y, por lo general, es poco esclerotizado, blando, piriforme y de colores vistosos (amarillo, rojo, verde, etc.) (Palacios-Vargas *et al.*, 2014). Algunas especies depredadoras como aquellas de las familias Labidostommatidae y Rhagidiidae presentan quelíceros quelados (en pinza) que utilizan para triturar y extraer los fluidos de sus presas. Sin embargo, la mayoría de los prostigmatidos presentan estilete que usan para perforar a su presa o células individuales (especies fungívoras y parásitos de plantas) y succionar su contenido (Lindquist, 1998). Previo a la succión de fluidos,

los prostigmatidos digieren de forma externa su alimento, es decir, por lo general licúan su comida sin previa maceración o trituración. La fitofagía se presenta en al menos siete clados del suborden, incluyendo parásitos obligados de plantas vasculares (Eriophyoidea y Tetranychoida) y otros linajes (Erythraeidae, Eupodoidea, Stigmaeidae, Tydeidae y Tarsonemidae) que se alimentan de fluidos de plantas vasculares, briofitas y algas (Walter y Proctor, 2013). Dentro del grupo, también existen especies parásitas de aves y mamíferos, incluidos los seres humanos (Hoffman, 1990; Walter y Proctor, 2013). En el suelo, son depredadores de otros microartrópodos y nematodos, y contribuyen en la estructura del suelo al incorporar sus heces líquidas, así como las exuvias y órganos de sus presas, que son pobladas y aprovechadas por microorganismos y reintegrándolas al medio (Walter y Proctor, 2013). Los ácaros Prostigmata, es el grupo de ácaros más diverso con 25 800 especies descritas a nivel mundial (Zhang *et al.*, 2011). En México se tienen registradas 1 764 especies (Palacios-Vargas *et al.*, 2014).

Orden Sarcoptiforme.

a) suborden Endeostigmata. La mayoría de los géneros tienen distribuciones cosmopolitas y, con frecuencia, se encuentran en hábitats extremo (alta temperatura, especialmente desiertos, arenas y suelos profundos. Se alimentan de hongos, algas y microinvertebrados de cuerpo blando como nematodos, rotíferos y tardígrados. Sin embargo, las especies de las familias Nanorchestidae y Nematalycidae parecen alimentarse de fluidos (Walter y Proctor, 2013). Algunas especies son nematófagos como las de los géneros *Alycus* y *Alicorhagia* (Walter, 1988). A nivel mundial se tienen registros de 10 familias, 27 géneros y 108

especies (Walter *et al.*, 2011). Sin embargo, Walter y Proctor (2013) estiman que la diversidad del suborden Endeostigmata es de 110 especies a nivel mundial. En México, se presentan 6 familias, 11 géneros y 15 especies (Pérez *et al.*, 2013).

b) suborden Oribatida. Son especies de vida libre que miden de 0.2 a 1.3 mm, abundantes y diversos en el suelo, vegetación y medios acuáticos. Su cuerpo es muy esclerotizado, de color oscuro, sin estigmas respiratorios y de movimientos lentos (Palacios-Vargas *et al.*, 2014). La mayoría de los ácaros oribátidos los podemos encontrar en las capas orgánicas del suelo, en los musgos y líquenes, o en la superficie de las plantas vasculares donde se alimentan como microbívoros, fungívoros, algívoros y detritívoros. Sin embargo, algunos oribátidos que se alimentan de hongos o algas, también son depredadores oportunistas o necrófagos de plantas y animales muertos recientemente, por lo que contribuyen directamente a la reducción de los detritos del suelo (Brand y Dunn, 1998; Walter y Proctor, 2013; Palacios-Vargas *et al.*, 2014). De igual forma, existen especies omnívoras consumidoras de todo tipo de material de origen vegetal, como es el caso de *Hypochthonius rufulus* (Siepel y De Ruiter-Dijkman, 1993). A nivel mundial se han registrado 174 familias, 1 259 géneros y 10 312 especies (Schatz *et al.*, 2011) y, en México únicamente se tienen registros de 435 especies (Palacios-Vargas *et al.*, 2014), las cuales representan el 4.2 % del total estimado a nivel mundial.

c) Cohorte Astigmata. Son ácaros que pertenecen a una cohorte que se incluyen dentro del suborden Oribatida. Las especies que viven en el suelo son de hábitos saprófagos, fungívoros, granívoros y algunas son depredadoras. Son

ácaros que miden de 0.2 a 1.8 mm de longitud, son poco esclerotizados, de movimientos lentos y respiración cuticular. Los ácaros astigmátidos también han colonizado muchos hábitats acuáticos, incluyendo la zona intermareal y acumulaciones de agua en huecos de los árboles y plantas fitotelmata. Otros se pueden encontrar en los nidos de los insectos sociales, madrigueras hechas por escarabajos y otros artrópodos, madera viva y muerta, acumulaciones de materia orgánica como el estiércol, la composta, y en algas donde tienen asociaciones complejas con otros insectos. Los miembros de la familia Psoroptida se asocian principalmente con los vertebrados (sarna) e insectos de nido, incluidas las abejas (Walter y Proctor, 2013). La riqueza mundial de los ácaros Astigmata es de 77 familias, 1 128 géneros y 6 150 especies (Schatz *et al.*, 2011). Sin embargo, Walter y Proctor (2013) estiman un total de 80 familias, 1 133 géneros y 6 220 especies a nivel mundial. En México, Palacios-Vargas *et al.* (2014), mencionan que se tienen registradas 262 especies y Pérez *et al.* (2013); indica que la diversidad de la cohorte está representada por 351 especies, incluidas en 43 familias y 140 géneros.

5.2.3 Generalidades de la Clase Collembola

Los colémbolos son una clase al nivel de la Insecta ubicada dentro de la superclase Hexapoda. Los hexápodos representan un linaje monofilético que, junto con los crustáceos, se encuentran dentro del clado Pancrustacea, en el phylum Arthropoda. Dicho linaje incluye los insectos y un número de grupos apterigotas como Collembola, Diplura, Protura y Archaeognatha (Sasaki *et al.*, 2013; Dell’Ampio *et al.*, 2014; Misof *et al.*, 2014; Faddeeva *et al.*, 2015). Análisis

filogenéticos recientes sugiere que los hexápodos (Hexapoda) se derivan de un solo evento de terrestrialización, dentro de los Ecdysozoa, y de un linaje originalmente crustáceo y que evolucionaron en la superficie terrestre (Von Reumont *et al.*, 2012; Rota-Stabelli *et al.*, 2013). Sin embargo, Dell’Ampio *et al.* (2014) consideran que las relaciones filogenéticas aún no están definidas y todavía se consideran sin resolver. La posición ancestral de los colémbolos es confirmada por la evidencia fósil de *Rhyniella praecursor* (Protoisotoma) que data de principios del Devónico, hace unos 400 millones de años (Ma) (Hirst y Maulik, 1926).

El término Collembola se deriva de la palabra griega “colla” que significa pegamento y “embolon”, pistón o tubo. Se caracterizan por presentar el cuerpo dividido en tres tagmas: i) cabeza con antenas y piezas bucales entognatas, ii) tórax de tres segmentos, y iii) abdomen con seis segmentos. Presentan dos características únicas que los definen como grupo: i) la fúrcula o furca, que es un órgano que utilizan para saltar y está situado ventralmente en el cuarto segmento abdominal; y ii) el colóforo, que es un tubo ventral en el primer segmento abdominal, relacionado con la regulación hídrica y que además puede tener funciones de órgano adhesivo; y iii) tenáculo, situado en el tercer segmento abdominal y su función es sujetar la fúrcula (Eisenbeis, 1982; Hopkin, 1997). Son de ciclo de vida corto y partenogenéticas (Hopkin, 1997).

Los colémbolos son microartrópodos que constituyen, junto con los ácaros, un componente importante de la mesofauna en el suelo de casi todos los ecosistemas terrestres. Las especies miden en promedio 2 mm de longitud (entre 200 micras y 10 mm), son comunes y abundantes en diferentes ambientes, y con frecuencia se

registran densidades hasta de más de 100 000 individuos m⁻² de suelo (Hopkin, 1997; Rusek, 1998). A nivel mundial se tienen registradas alrededor de 8 500 especies (Palacios-Vargas, 2014; Bellinger *et al.*, 2015).

5.2.3.1 Taxonomía

Tradicionalmente se han considerado dos divisiones de la clase (algunos autores siguen considerando al taxón a nivel de Orden): Arthropleona y Symphypleona *sensu lato*, según su morfología (cilíndricos o predominantemente globulares). En la actualidad, se considera que existen 4 ordenes dentro de la Clase Collembola: Poduromorpha, Entomobryomorpha, Neelipleona y Symphypleona (Deharveng, 2004; Janssens y Christiansen, 2011; Palacios-Vargas, 2014; Baquero y Jordana, 2015; Bellinger *et al.*, 2015).

a) Poduromorpha. Se caracterizan por tener cuerpo alargado, con tórax y primeros segmentos abdominales separados por suturas dorsales. Con protórax claramente visible dorsalmente, cuerpo sólo con sedas, órgano postantenal con numerosas vesículas, cuerpo deprimido dorso-ventralmente y con los segmentos siempre separados, antenas de 4 artejos, con frecuencia artejos antenales III y IV fusionados dorsalmente (Palacios-Vargas, 2014). La fúrcula en ocasiones es reducida o incluso ausente (Baquero y Jordana, 2015).

b) Entomobryomorpha. Son especies que presentan cuerpo alargado, antenas largas, fúrcula siempre presente, y presencia de escamas en el cuerpo en algunos géneros (Baquero y Jordana, 2015). El cuerpo con tórax y primeros segmentos abdominales separados por suturas dorsales. El protórax muy

reducido, sin sedas ni escamas, pero el resto del cuerpo con ellas. Eventualmente algunos segmentos posteriores del abdomen fusionados entre ellos, pero nunca con el tórax. Cuerpo comprimido lateralmente, antenas con 4-6 aparentes artejos. El órgano postantenal por lo general está formado por una o muy pocas vesículas (Palacios-Vargas, 2014).

c) Neelipleona. Se caracterizan por ser muy pequeños y tener todos los segmentos abdominales fusionados, ausencia de ojos, y antenas muy cortas (Baquero y Jordana, 2015). Presentan el cuerpo globoso, dividido en 2 partes: i) la cabeza y, ii) una ancha masa formada por el tórax fusionado con los segmentos abdominales, antenas con 4 artejos. Neelipleona es el más pequeño orden de los cuatro órdenes de colémbolos, muy poco diversificado, incluyendo solo 33 especies a nivel mundial y, generalmente habitan en el suelo y cuevas (Palacios-Vargas, 2014).

d) Symphypleona. Son de cuerpo globoso, dividido en 3 partes: i) cabeza, ii) gran abdomen, y iii) pequeño abdomen. Antenas más largas que la cabeza y a veces anilladas, ojos generalmente presentes, con patrones de coloración diversos o sin él cuando son edáficos o cavernícolas. Por lo general, tienen tamaño mediano y es un grupo muy diverso (Palacios-Vargas, 2004).

Sin embargo, la clasificación de los taxones dentro de Collembola ha sido motivo de controversia y se requiere de mayor investigación para encontrar las relaciones filogenéticas entre ellos. Estudios filogenéticos moleculares confirman la monofilia de Poduromorpha y Symphypleona, y apoyan que Neelipleona es

grupo hermano de Symphypleona. Asimismo, indican que los Entomobryomorpha son parafiléticos, debido a que los Tomoceroidea (Tomoceridae y Oncopoduridae) son más cercanos a los Poduromorpha (Xiong *et al.*, 2008).

5.2.3.2 Hábitat, distribución, ecología y alimentación

Los colémbolos se pueden encontrar desde el nivel del mar y hasta más de 7000 msnm, y prácticamente en todos los biotopos: suelo, hojarasca, musgos, hepáticas, hongos (macromicetos), cortezas de árboles, troncos en descomposición, guano de murciélagos y otros biotopos cavernícolas, plantas epífitas, dosel de las selvas, ríos y lagos. Son frecuentes en nidos de insectos sociales, aves y mamíferos (Cutz-Pool y Vázquez-González, 2012; Palacios-Vargas, 2014; Baquero y Jordana, 2015) y hasta en el litoral marino y si bien no han colonizado las aguas profundas y el mar abierto, algunos utilizan las corrientes marinas para su dispersión. Pueden sobrevivir en la nieve y junto a los glaciares (Palacios-Vargas, 2014; Baquero y Jordana, 2015). De acuerdo a esto, se pueden clasificar en: i) epiedáficas (sobre la superficie del suelo, dosel), ii) hemiedáficas (humus y hojarasca), iii) xeromorfa (musgos, líquenes), iv) epineústicas (superficie del agua), v) litorales (arena), vi) euedáficas (suelo profundo y cuevas), vii) sinecomorfas (hormigueros y termiteros) y, viii) troglomorfias (cuevas y grutas) (Christiansen, 1964; Palacios-Vargas, 2014). Algunas especies presentan comportamiento gregario, lo que parece está mediado por feromonas producidas por los adultos y puede estar influenciado por situaciones de estrés por riesgo de desecación (Verhoef, 1984) o por la presencia de depredadores (Negri, 2004).

De acuerdo a sus hábitos alimenticios, en general pueden considerarse polívoros, con preferencia por los hongos (esporas y micelio), pero también consumen material vegetal en descomposición (saprófaga), excrementos (coprofagia), animales muertos (necrofagia), microorganismos del suelo (bacterofagia) y polen (polinofagia), por lo que son considerados detritívoros y tienen importancia en los procesos de degradación y reciclado de nutrientes (Hopkin, 1997; Russek, 1998; Palacios-Vargas, 2014). Algunas especies se alimentan de material vegetal vivo y por lo tanto pueden ser plagas potenciales (Joose y Koelman, 1979; Roberts *et al.*, 2011).

Existen algunas especies carnívoras, como las de los géneros *Friesea* e *Isotoma*, que se alimentan de nematodos, rotíferos, tardígrados, bacterias, protozoarios y de otros colémbolos (Palacios-Vargas y Vidal-Acosta, 1994; Rusek, 1998), y muy pocos se alimentan de algas y de tejidos vegetales de algunas especies de musgos (Gerson, 1969; Rusek, 1998). Asimismo, los colémbolos también constituyen el alimento de ácaros de la familia Bdellidae (Prostigmata) y de los arácnidos esquizómidos (Rusek, 1998; de Armas y Melic, 2015), arañas de la familia Linyphiidae, opiliones, pseudoescorpiones, ácaros eritréidos, miriápodos (quilópodos), otros entognatos (dipluros de la familia Japygidae) y algunos insectos, como coleópteros, himenópteros y dípteros (Bellinger *et al.*, 2015), por lo cual tienen gran relevancia en su papel como intermediarios en las cadenas tróficas edáficas.

Las piezas bucales de los colémbolos pueden ser mandíbulas masticadoras o picadoras-chupadoras (Palacios-Vargas *et al.*, 2014). Las especies que tienen

preferencia por alimentarse de hongos, pueden presentar los siguientes aparatos bucales: i) piezas bucales masticadoras, cuyas mandíbulas contienen numerosas superficies molares, como en *Ceratophysella* (Hypogastruridae: Poduromorpha) y *Lepidocyrtus* (Entomobryidae: Entomobryomorpha); ii) maxilas gruesas y cuadrangulares, que les sirven para romper las esporas como los *Brachystomella* (Brachystomellidae: Poduromorpha) ; y iii) piezas bucales modificadas en estiletes dentro de un cono bucal, los cuales les sirven para succionar líquidos de los tejidos fúngicos (hifas y esporas), como en *Odontella* (Odontellidae: Poduromorpha), *Neanuridae* (Poduromorpha) y *Microgastrura* (Hypogastruridae: Poduromorpha) (Palacios-Vargas y Gómez-Anaya, 1994). Las especies que viven en litorales marinos, como las de los géneros *Isotogastrura* y *Archisotoma*, se alimentan de algas y bacterias que filtran con las largas barbillas de sus lamelas maxilares (Palacios-Vargas, 2014).

En México se encuentran registradas 700 especies de colémbolos (Palacios-Vargas *et al.*, 2014). Las familias con mayor cantidad de especies registradas son: Entomobryidae, Neanuridae, Isotomidae e Hypogastruridae, entre las que se incluyen especies con amplia distribución como *Folsomides parvulus*, *Mesaphorura yosiii*, *Isotomiella minor*, *Megalothorax minimus*, *Xenylla welchi*, *Brachystomella párvula*, *Ceratophysella denticulata*, *Mesaphorura krausbaueri* y *Xenylla humícol*. Existen varios géneros y especies endémicas en varias localidades, sin embargo, también varios estados y ecosistemas que no han sido estudiados con profundidad (Palacios-Vargas, 2014).

5.2.4 Interacción de Acari y Collembola con hongos ectomicorrízicos (HEC)

5.2.4.1 Evolución de Acari, Collembola y hongos ectomicorrízicos (HEC)

Los ácaros y colémbolos se encuentran entre los animales terrestres más antiguos, conociéndose fósiles de ambos del periodo Devónico, de hace aproximadamente 400 millones de años (Ma), en el yacimiento paleontológico de Rhynie Chert en Escocia (Figura 5.1) (Hirst y Maulik, 1926; Norton, 1988; Bellinger *et al.*, 2015). Por otra parte, numerosos estudios paleobotánicos, morfoanatómicos y filogenéticos basados en técnicas moleculares evidencian que la coevolución mantenida entre hongos micorrízicos y raíces de plantas se remonta al Paleozoico, hace más de 400 Ma, con el origen de las primeras plantas terrestres (Remy *et al.*, 1994; Honrubia, 2009; Veneault-Fourrey y Martin, 2013). Las ectomicorrizas se originaron de manera independiente de las arbusculares y probablemente surgieron repetidas veces, en tiempo y espacio, como una alternativa adaptativa de los diversos grupos vegetales arbóreos a nuevas exigencias ecológicas (Hibbett *et al.*, 2000). A pesar de que los primeros fósiles bien conservados de ectomicorrizas (pino x *Rhizopogon* o *Suillus*) están datados de hace sólo unos 50 Ma, en el Eoceno Medio (LePage *et al.*, 1997), el origen de las mismas debió de ocurrir muy anteriormente, en el Cretácico, hace al menos unos 130 Ma, de forma independiente y repetida (Bruns y Shefferson, 2004), con la aparición de las plantas hospedantes (Figura 5.1) (Honrubia, 2009).

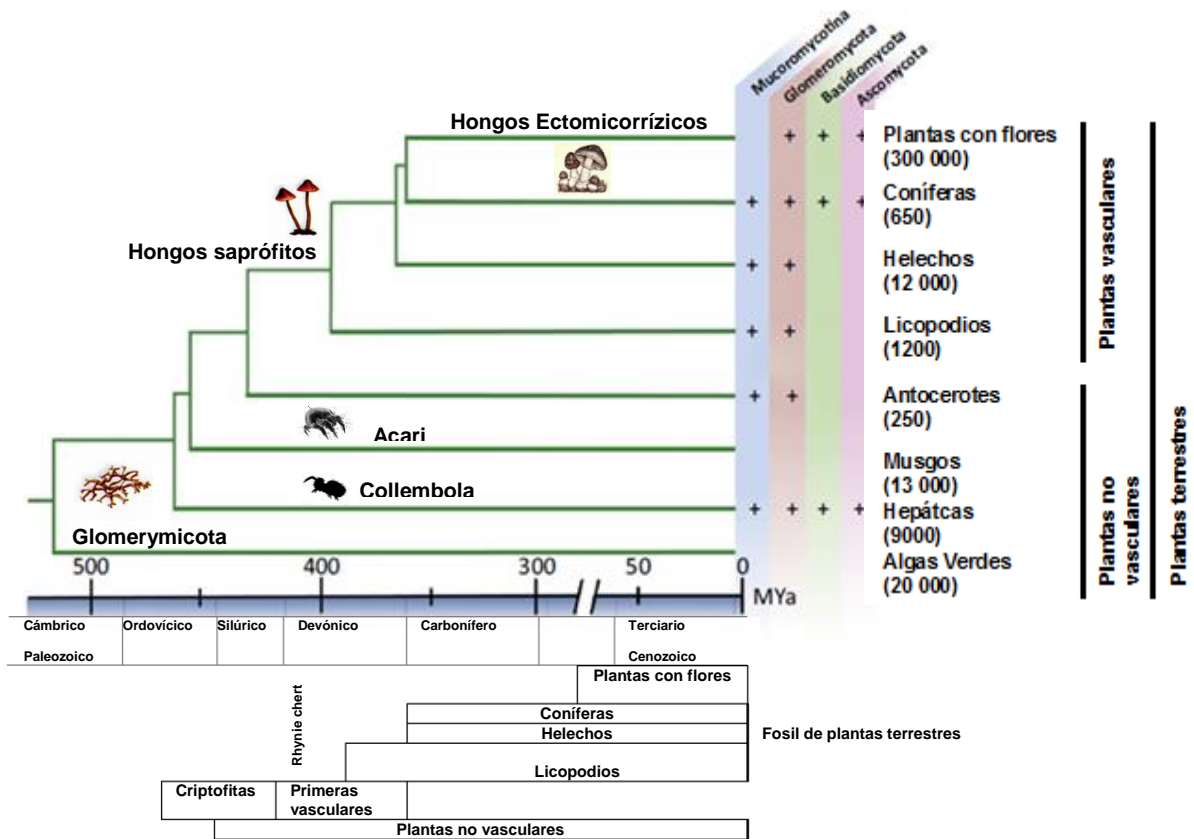


Figura 5.1. Edades aproximadas de los linajes de ácaros, colémbolos y hongos de acuerdo con evidencia fósil y filogenias moleculares (modificado de Field *et al.*, 2015).

Hibbett *et al.* (1997), mencionan la presencia de un ácaro junto a un cuerpo fructífero de hongo fosilizado en una pieza de ámbar de 6 cm del Cretácico. La especie fúngica, que posiblemente era saprófita, se le designó como *Archaeomarasmius leggetti* gen. et sp. nov. Además del ácaro, se encontraron otros 39 insectos; del orden Diptera (tres ceratopogónidos (Ceratopogonidae), siete quironómidos (Chironomidae), un empídido (Empididae), un tipúlido (Tipulidae), y dos raciónidos (Rhagionidae)), dos insectos del suborden Heteroptera, una ninfa de homóptero, tres trips, dos arañas inmaduras, un pseudoescorpión, tres avispa parasitoides, dos hormigas macho del género

extinto *Sphecomyrma*, tres coleópteros elatéridos (Elateridae) y un escarabajo no identificado, un tricóptero (Trichoptera), una ninfa parcial de cucaracha, y fragmentos de una termita.

De acuerdo a los registros fósiles y por el hábito alimenticio, micófago o fungívoro, que tienen diversas especies de ácaros y colémbolos reportados en la actualidad, la asociación con especies fúngicas (ectomicorrizas, saprofitos, arbusculares, entre otros) podría haberse establecido desde hace más de 400 Ma (Figura 5.1). Lindquist (1975, 1995), menciona que especies micófagas de mesostigmados parecen haber surgido varias veces de antepasados depredadores micetófilicos. Por ejemplo, las especies de *Hoploseius* (Blattisociidae) sólo viven en los hongos de estantería, donde se alimentan de tejido fúngico e incluso presentan un cuerpo alargado que les permite habitar en los poros del himenio de los esporomas, como sucede con *Mycolaelaps maxinae* (Melicharidae) (Lindquist, 1995) y la especie mexicana *Hoploseius tenuis* (Lindquist, 1965).

5.2.4.2 Estudios sobre la interacción de Acari y Collembola con macromicetos

Los esporomas o cuerpos fructíferos de macromicetos, de diversos tamaños y consistencia (carnosa, correosa, corchosa o leñosa), se desarrollan sobre el piso forestal de ecosistemas templados y tropicales en simbiosis con especies forestales (ectomicorrizas), sobre madera o materia orgánica en descomposición (saprófitos), o bien como parásitos de troncos de árboles vivos (parásitos). Estos

incluyen especies de Basidiomycetes y Ascomycetes, con estructuras de hongos tradicionales que persisten por períodos cortos de tiempo y, otros de vida más larga como los hongos de estantería o de soporte. Los esporomas, de acuerdo a su ciclo de vida, son habitados de forma temporal o efímera por una gran diversidad de meso y macrofauna, entre los que se incluyen ácaros y colémbolos. La colonización puede darse a través del viento, migración vertical y la foresia por insectos, especialmente coleópteros (escarabajos) y dípteros (moscas), que se reproducen en los esporomas. Los hongos de ciclo corto, entre los que se incluyen los ectomicorrízicos, son recursos efímeros, por lo que la colonización, el desarrollo y la emigración deben ocurrir dentro de un lapso limitado de tiempo, tal como sucede en climas templados durante los meses más cálidos y con mayor precipitación pluvial (Walter y Proctor, 2013).

La foresia es una forma de comportamiento de simbiosis cuando un individuo de una especie es transportado por otra, la especie más grande actúa como un medio de transporte y dispersión (Binns, 1982; Houck y Oconnor, 1991, Walter y Proctor, 2013; Hofstetter y Moser, 2014). En ácaros y colémbolos, dicho comportamiento se ha documentado en registros fósiles en ámbar del Eoceno y Mioceno (Penney *et al.*, 2012), lo que sugiere que la foresia era un ancestral medio de dispersión. Por ejemplo, se tienen evidencias de ácaros uropodidos sobre otros insectos (Davis y Engel, 2006), de un ácaro astigmátido adherido a una araña (Dunlop *et al.*, 2012), ácaros unidos a un pseudoescorpión que a su vez eran transportados por una mosca (Von Tschirnhaus y Hoffeins, 2009). En el caso de colémbolos, se han encontrado pocas evidencias, por ejemplo, un fósil de ámbar

del Báltico muestra individuos de la especie *Sminthurus longicornis* adheridos por las antenas a una pata del opilión extinto *Dicranopalpus ramiger* (Poinar, 2010), y en ámbar dominicano se observa la evidencia de un colémbolo siendo transportado por un insecto alado del orden Ephemeroptera (Penney *et al.*, 2012). Actualmente, algunos ejemplos de foresia se observan en especies del orden Mesostigmata con coleópteros (Lindquist, 1965; Lindquist, 1975; Walter y Proctor, 2013; Hofstetter y Moser, 2014). En el caso de colémbolos, se ha registrado individuos de *Cyphoderus similis* como forético en hembras y machos alados de la homiga roja de fuego *Solenopsis invicta* Buren (Moser y Blomquist, 2011).

El hábito micofágico de diversas especies de ácaros y colémbolos ha sido reportado por varios autores. Por ejemplo, Folsom (1933) citó cinco taxa que han sido consideradas plagas en el cultivo de hongos, Thomas (1939) citó varias especies presentes en hongos comestibles silvestres y cultivados. En los bosques templados se han reportado especies de Acari y Collembola sobre hongos de estantería o soporte (Graves, 1960; Pielou y Verma 1968; Matthewman y Pielou 1971; Lindquist 1975, 1995; O'Connell y Bolger, 1997). En las regiones tropicales, un solo esporoma puede tener más de una docena de especies de ácaros en hongos agaricales y/o poliporales (Walter y Proctor 1998).

En México, son escasos los estudios sobre la interacción de ácaros y colémbolos en esporomas de macromicetos. Palacios-Vargas y Gómez-Anaya (1994) presenta una lista de los colémbolos micetófilos que se han identificado en diferentes esporomas de macromicetos del país, incluyendo especies ectomicorrízicas. Al respecto, mencionan un total de 1117 individuos de 36

especies de 20 géneros y 9 familias registradas. La especie *Ceratophysella gibbosa* fue quien presentó la mayor abundancia relativa y total. Vázquez y Palacios-Vargas (1996), identificaron dos nuevas especies mexicanas de colémbolos del género *Microgastrura* (Hypogastruridae), los cuales presentan piezas bucales modificadas en estiletes dentro de un cono bucal, lo que indica que se alimentan por la succión de líquidos de los tejidos fúngicos. Las especies identificadas son *Microgastrura sofiae* y *M. nanacatl* y estaban asociadas a *Polyporus* sp.; resulta de interés mencionar que la etimología de *M. nanacatl* deriva del náhuatl "*nanacatl*" (hongo) y *oicus* (griego= casa), es decir, el biotopo de estas especies.

5.2.4.3 Ecología de la Interacción de la mesofauna (Acari y Collembola) con HEC

La fauna edáfica, incluyendo ácaros y colémbolos, afectan directamente los procesos de descomposición, movilización e inmovilización de nutrientes en el suelo. Esta influencia se da a través de mecanismos de regulación que incluyen: a) desmenuzamiento, formación de túneles y mezcla de partículas; b) forrajeo; c) depredación; d) heces como sustrato y e) distribución o dispersión (Estrada-Venegas, 2007) (Figura 5.2).

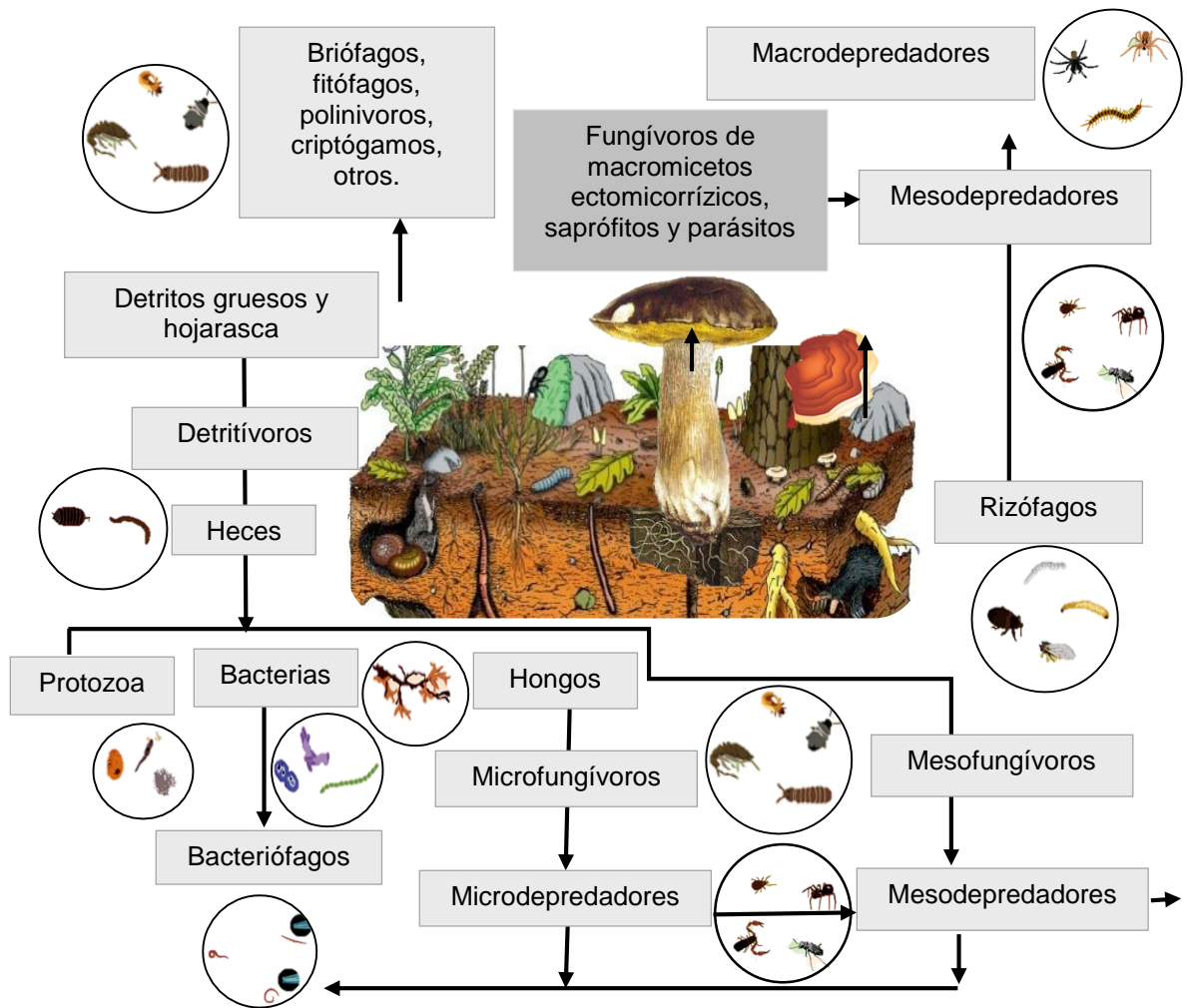


Figura 5.2. Ecología de la fauna edáfica e interacción con los HEC: hongos (micorrizas, saprófitos o parásitos; micro y mesoartrópodos fungívoros (colémbolos, ácaros, coleópteros); micro y mesodepredadores (ácaros, pseudoescorpiones, arañas); macrodepredadores (centípodos, arañas); rizófagos (sínfilos, cicádidos), detritívoros (milipodos); protozoa (ciliados, amebas), bacterias (nitrificantes, estreptococos); y bacteriófagos (nematodos) (modificado de Estrada-Venegas, 2007).

5.2.4.4 Interacción de los Collembola con esporomas de HEC

Los colémbolos son los visitantes más frecuentes y numéricamente son el mayor grupo que puede encontrarse en las láminas de los macromicetos,

especialmente en la superficie del himenio (Yamashita y Hijii, 2003) donde se alimentan de hifas y/o esporas de forma oportunista (Mateos *et al.*, 1996; Sawahata *et al.*, 2000; Greenslade *et al.*, 2002; Nakamori y Susuki, 2005). Los principales colémbolos micófagos pertenecen a la familia Hypogastruridae (Greenslade *et al.*, 2002; Yamashita y Hijii, 2003; Castaño-Meneses *et al.*, 2004; Nakamori y Suzuki, 2005), y a menudo pueden encontrarse en casi todas las especies de HEC. Sawahata *et al.* (2002), mencionan que las precipitaciones pluviales estimulan la salida de los colémbolos del suelo para buscar alimento y realizar una migración vertical, lo que explica por qué son más frecuentes y más numerosos en los HEC durante la época de lluvia. En especies del género *Boletus*, los colémbolos penetran desde la corteza del estípite, o directamente a través del himenóforo. Cuando existe una gran abundancia (cientos de especímenes), estos pueden causar daños graves por la construcción de una gran cantidad de túneles ramificados, lo que puede reducir el cuerpo fructífero a una pulpa esponjosa (Sitta y Süß, 2012).

Jørgensen *et al.* (2003), mencionan que a pesar de la diversidad de alimentos, por ejemplo, nematodos, pellets fecales de otros animales, raicillas finas y detritos, los hongos son, presumiblemente, la principal fuente de alimento para la mayoría de las especies de Collembola. El efecto de forrajeo sobre los hongos y detritos, puede influir en los procesos esenciales de los ecosistemas, tales como en el ciclo del nitrógeno y carbono (Filser, 2002; Staaden *et al.*, 2011).

5.2.4.5 Interacción de los Acari con esporomas de HEC

Los hongos de ciclo corto, entre los que se incluyen los ectomicorrízicos, son recursos efímeros, por lo que la colonización, el desarrollo y la emigración de los ácaros del suelo deben ocurrir dentro de un lapso limitado de tiempo. Por lo tanto, los ácaros presentes en los esporomas, en estos climas, tiende a estar dominado por especies con tiempos cortos de generación, como las de los Astigmata y Mesostigmata. La mayoría de las especies de mesostigmados que se encuentran en los hongos de estantería son micetófilos, es decir, que son depredadores que se alimentan de otros ácaros y nematodos que habitan los esporomas. Sin embargo, algunas especies como *Epicroseius walteri*, *Ameroseius* sp. y *Asperolaelaps rotundus*, de la familia Ameroseiidae, son fungívoros (Walter y Proctor, 2013). En bosques boreales y templados, la acarofauna presente en los hongos de estantería se encuentra dominado por ácaros oribátidos (Pielou y Verma, 1968; Matthewman y Pielou, 1971; O'Connell y Bolger, 1997). Los hongos de estantería, anuales y perennes, tienen una fauna más diversa de ácaros oribátidos, poseen ciclos de vida relativamente largos, que los efímeros hongos Agaricales y Boletales (O'Connell y Bolger, 1997).

Schneider y Maraun (2005), mencionan que algunos ácaros, especialmente del suborden Prostigmata, es probable que tengan especificidad en ciertas especies de hongos o formas de crecimiento. Sin embargo, otras especies, como muchos ácaros oribátidos, pueden ser "generalistas exigentes", que se alimentan de ciertas especies preferidas cuando estén disponibles, pero pueden conformarse con otras cuando se requiere alimento.

Los patrones de dispersión de esporas de hongos afectan el flujo de genes, la estructura de la población y la comunidad de hongos. Diversos hongos basidiomicetos producen esporomas resupinados, que carecen de estípites y se desarrollan de forma homogénea sobre el sustrato, y aunque hay dispersión de sus esporas de forma activa, a menudo no parecen estar bien posicionados para su dispersión aérea. En diversos estudios se ha demostrado el potencial de los invertebrados fungívoros, incluyendo especies de ácaros Oribatida, Collembola, Diptera (moscas), Coleóptera (escarabajos), Diplopoda (milpiés), y sus depredadores vertebrados e invertebrados, como Chilopoda (ciempiés), salamandras, pequeños mamíferos y aves, para dispersar esporas de hongos resupinados, a través de la endozoocoria (dispersión por consumo) y la ectozoocoria (dispersión en la parte externa del cuerpo). En un estudio con la especie ectomicorrízica *Tomentella sublilacina*, al evaluar mediante microscopia de epifluorescencia y tinción nuclear DAPI (2-(4-amidinofenil)-1H-indol-6-carboxamida) las heces de fungívoros (ácaros oribátidos, colémbolos Entomobryidae, milpiés, escarabajos y larvas de mosca) y sus depredadores (ciempiés y salamandras), observaron que de 7 a 73% de las esporas presentaban el núcleo intacto, mientras que las esporas en los depredadores el porcentaje fue menor de 0 a 20%. Asimismo, las esporas con ornamentaciones espinosas a menudo se presentaron en los exoesqueletos de los invertebrados, incluyendo oribátidos y colémbolos, y aunque estos fueron sumergidos en agua, las esporas no se desprendieron (Lileskov y Bruns, 2005).

La micofagia por los artrópodos del suelo pueden causar daño a los esporomas jóvenes, y en consecuencia, esto puede causar una disminución en la producción de esporas. Sin embargo, la micofagia también puede incrementar la dispersión de esporas en la etapa reproductiva de los esporomas (Lilleskov y Bruns, 2005; Boddy y Jones, 2008; Sitta y Süß, 2012). El paso a través del tracto digestivo es un tremendo desafío para las esporas, ya que deben resistir los compuestos químicos agresivos como el ácido clorhídrico en el estómago de mamíferos, así como enzimas y bacterias. De acuerdo a esto, las esporas que utilizan micófagos o fungívoros como vectores de dispersión deben tener paredes gruesas de protección, a menudo reforzadas por melaninas. La síntesis de melanina es compleja (Solano, 2014) y costosa para el hongo, pero los beneficios de protección parecen valer la pena (Halbwachs y Bässler, 2015). Los artrópodos del suelo juegan un papel importante en la diseminación de hongos ectomicorrízicos al hospedarse en las raíces finas. La ornamentación de las esporas es de gran utilidad para la dispersión, ya que estas se adhieren a los invertebrados del suelo (ácaros, colémbolos o escarabajos) y son transportadas, en ocasiones a grandes distancias, en el suelo (Lilleskov y Bruns, 2005).

Diversos artrópodos del suelo ingieren, pero no digieren, las esporas de los hongos ectomicorrízicos, lo cual representa un importante mecanismo de dispersión en los ecosistemas forestales después de una perturbación (Maraun *et al.*, 1998). Existe escasa evidencia sobre la distancia a la cual son transportadas las esporas, es posible que la dispersión sea de varias decenas de metros. Los ácaros oribátidos, uno de los grupos de especies menos móviles que se

encuentran comúnmente en los esporomas de hongos, tienen el potencial de dispersar las esporas a más grandes distancias de lo que se podría esperar (Lileskov y Bruns, 2005). Behan y Hill (1978), mencionan que la distancia lineal estimada para ácaros oribátidos es $<20.5 \text{ cm día}^{-1}$, aunque tasas mucho más bajas ($\leq 20 \text{ cm semana}^{-1}$) han sido reportados para ácaros y colémbolos del suelo (Ojala y Huhta, 2001). Asimismo, diversos autores mencionan que los ácaros oribátidos pueden ser dispersados por el viento hasta por lo menos 160 m sobre el nivel del suelo. Alrededor del 90% de las especies registradas de ácaros oribátidos que el viento dispersa, por lo general, viven en hábitats forestales, lo que se considera un factor importante en la colonización de hábitats por estas especies (Karasawa *et al.*, 2005; Lindo y Winchester, 2008; Lehmitz *et al.*, 2011), incluyendo a los hongos ectomicorrízicos.

Mateos *et al.* (1996), encontraron 5575 ejemplares de colémbolos; pertenecientes a nueve especies en diversos hongos silvestres de clima mediterráneo, incluyendo especies ectomicorrízicas. La especie *Ceratophysella tergilobata* representó el 99.8% del total de ejemplares y estaba presente en el 94.8% de los basidiomas examinados, por lo que se considera un habitante habitual de los hongos en la región. Palacios-Vargas y Gómez (1991), observaron densas formaciones de colémbolos dirigiéndose hacia los hongos y subiendo por el estípite hasta llegar al himenio. Asimismo, observaron que el número de colémbolos presentes en los hongos es independiente de la longitud de su estípite.

Sitta y Süß (2012), mencionan que entre las diversas interacciones entre los hongos y los insectos, la micofagia representa un gran impacto en el comercio y el

consumo de hongos ectomicorrízicos comestibles (HEC); debido a que ciertos órdenes de insectos y clases de artrópodos, se alimentan de los esporomas de hongos frescos o en descomposición y es ahí donde llevan a cabo todo o parte de su ciclo biológico (Hackman y Meinander, 1979; Bruns, 1984; Hanski, 1989; Krivosheina, 2008). La entomofauna asociada a los esporomas de los hongos es diversa y se relaciona principalmente con las características físicas y químicas, y con el ciclo biológico de cada una de las especies de macromicetos. Asimismo, en el cuerpo fructífero, además de la micofagia, también pueden ocurrir relaciones interespecíficas de depredación, canibalismo y parasitismo (Sitta y Süß, 2012).

5.2.5 Presencia de compuestos bioactivos en HEC como respuesta al forrajeo de la mesofauna

La naturaleza de las interacciones depredador-presa, es decir, consumo de un organismo vivo por otro organismo, es de suma importancia para comprender la dinámica de las poblaciones, la estructura de la comunidad y su diversidad (Miner *et al.*, 2005). Los herbívoros forman una gran clase funcional de depredadores que consumen y no matan a su presa, ya que solo eliminan partes de ella, lo cual rara vez es letal, en un corto plazo. A pesar de la relevancia en los ecosistemas de las interacciones entre las plantas y animales herbívoros, una gran diversidad de vertebrados, moluscos, nematodos y artrópodos extraen nutrientes esenciales por forrajeo facultativo u obligatorio en organismos fúngicos (Döll *et al.*, 2013).

Al igual que las plantas, los hongos son organismos inmóviles que no pueden escapar de este tipo de ataques por depredadores. De acuerdo a esto, como

respuesta las plantas se han adaptado al ataque de herbívoros por el desarrollo de diferentes defensas químicas, metabolitos secundarios, que son un importante defensa contra la herbivoría (Mithöfer y Boland, 2012). Por lo que los metabolitos tóxicos secundarios producidos por los hongos podrían ser los que median la resistencia contra el forrajeo de fungívoros (Spiteller, 2008; Rohlfs y Churchill, 2011). Sin embargo, no existe evidencia alguna si los hongos son capaces de cambiar la composición de su metabolismo secundario como una respuesta para incrementar la resistencia al forrajeo de microartrópodos fungívoros (Döll *et al.*, 2013). Los hongos representan una fuente potencial de compuestos bioactivos para la fitoprotección, que puede ser compuestos orgánicos con propiedades insecticidas o genes que codifican proteínas tóxicas. Diversas especies de hongos, como los que pertenecen a los géneros *Lepista* o *Cantharellus* no son consumidos por los insectos, y cuando se ataca un esporoma sólo pocas especies están involucradas (Bruns, 1984; Wang *et al.*, 2002).

Guevara y Dirzo (1999), mencionan que parece existir una jerarquía natural de preferencia o palatabilidad hacia ciertas especies fúngicas. Martin (1979), indica que la relación hongo-insecto se basa en señales químicas, por lo que los artrópodos micófagos y dispersores de esporas prefieren aquellos esporomas que contienen sustancias con sabor agradable, mientras que aquellos que contienen sustancias insecticidas y repelentes tóxicos son menos vulnerables al ataque de artrópodos (Mier *et al.*, 1996; Wang *et al.*, 2002). Swantje *et al.* (2011), mencionan que los colémbolos son capaces de percibir señales olfativas de los hongos de diferentes especies, incluyendo los ectomicorrízicos, lo que les permite alejarse de

hongos con alta toxicidad. Asimismo, son capaces de detectar y responder con una menor preferencia por hongos previamente expuestos al forrajeo por otros colémbolos (Döll *et al.*, 2013).

Mier *et al.* (1996), hicieron extractos de esporomas secos de hongos comestibles y tóxicos con el fin de encontrar posibles compuestos bioactivos con propiedades insecticidas. De las 175 especies de Ascomycetes y Basidiomycetes evaluados, 79 especies inhibieron el desarrollo de *Drosophila melanogaster*, un insecto no micófago. Algunos de los extractos más tóxicos se originaron a partir de HEC como *Boletus badius*, *B. luridus*, *B. edulis*, *B. erythropus*, *Cantharellus tubaeformis*, *Clavulina cinerea*, *Cortinarius purpurascens*, *Hygrophorus chrysodon*, *H. niveus*, *Suillus bovinus*, *S. subtomentosus*, *Tricholoma equestre*, *T. saponaceum*, *T. sejunctum*, *T. sulphureum* y *Xerocomellus chrysodon*. Posteriormente, Wang *et al.* (2002), sugieren que las proteínas, lectinas y hemolisinas son las responsables de la mayor parte de la actividad insecticida de los esporomas de hongos. Probablemente, las propiedades insecticidas más conocidas de hongos ectomicorrízicos son las de *Amanita muscaria*, donde el “ácido iboténico” es el compuesto bioactivo al cual se le atribuye el poder insecticida (Takemoto *et al.*, 1964). Así mismo, el extracto de éter de *Ramaria eryuanensis*, identificado como ergosta-7, 22-dien-3beta, 5a, 6 beta-triol mostró actividad insecticida contra larvas de la polilla de la col (*Plutella xylostella*) (Wang *et al.*, 2010). Sin embargo, lo anterior no implica que dichos compuestos sean tóxicos o desagradables para todos los insectos o artrópodos micófagos.

5.3 MATERIALES Y MÉTODOS

5.3.1 Área de estudio

Se realizó un muestreo de hongos ectomicorrízicos comestibles (HEC) en la comunidad de Santa Catarina Estetla, en la región de la Mixteca Alta del estado de Oaxaca, México (Figura 5.3). La comunidad se localiza en la parte suroeste del municipio de Santa María Peñoles, Oaxaca; en las coordenadas geográficas 17° 01' 35.63'' latitud norte y 97° 05' 50.33'' longitud oeste, a 2000 msnm. El clima predominante es (A) C (w) (semicálido subhúmedo), con temperaturas de 14 a 22°C y con lluvias en verano (800 a 1200 mm) (INEGI, 2010).

Los tipos de vegetación característicos de la comunidad de estudio, de acuerdo a la clasificación de Rzedowski (2006), son los bosques de *Pinus* y *Quercus*, matorrales xerófilos (básicamente esclerófilos), palmares y pequeñas áreas con bosque tropical caducifolio. En los bosques de *Pinus* y *Quercus* se registran 12 especies de pinos y por lo menos 15 de encinos. Entre las especies más abundantes están: *Pinus oaxacana*, *P. lawsonii*, *P. michoacana*, *P. pseudostrobus*, *P. patula*, *P. montezumae*, *Quercus magnoliifolia*, *Q. castanea*, *Q. affinis*, *Q. urbanii*, *Q. rugosa*, *Q. laurina*, *Q. acutifolia*, *Juniperus flaccida* y *Arbutus xalapensis*.

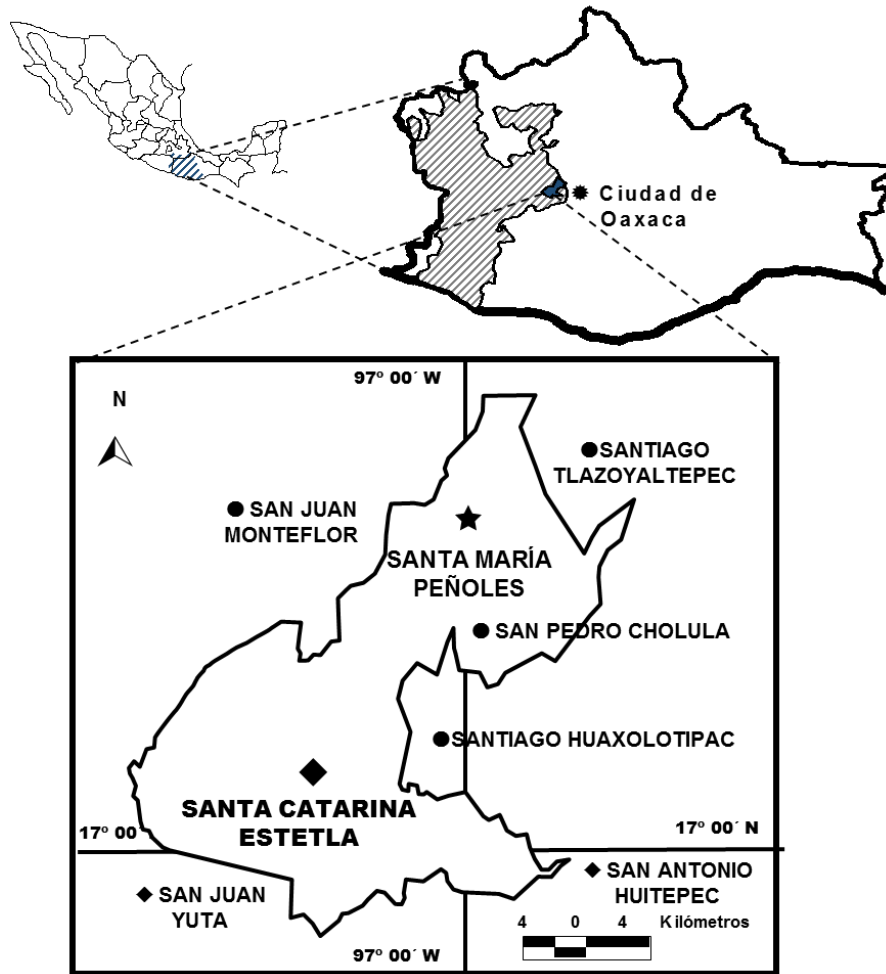


Figura 5.3. Localización del área de estudio.

Los suelos son del tipo Cambisol (INEGI, 2010) y se caracterizan por ser suelos jóvenes, poco desarrollados, de textura media a fina derivados de un amplio rango de rocas, meteorización ligera a moderada del material parental y ausencia de cantidades apreciables de arcilla iluvial, materia orgánica y; compuestos de Al y/o Fe (WRB, 2007).

5.3.2 Sitios de muestreo de esporomas de HEC y estructura de la vegetación

Los sitios de recolección de esporomas de HEC fueron cuatro cronosecuencias de 25, 42, 73 y > 90 años (bosque clímax). Los sitios, excepto el bosque clímax, son barbechos con vegetación primaria por efecto de roza-tumba y quema (RTQ) y fueron utilizados con fines agrícolas. Las clases de edad de la masa forestal son monoespecíficas, con vegetación de *Quercus magnoliifolia* Neé desarrollándose sobre suelos y fisiografía homogénea (Cuadro 5.1).

Cuadro 5.1. Localización de los sitios de muestreo de *Q. magnoliifolia* en Santa Catarina Estetla, Oaxaca.

Cronosecuencia	Coordenadas		Altitud
	Latitud Norte	Longitud Oeste	msnm
25	17° 0' 42.62"	97° 8' 46.28"	1 815
42	17° 0' 38.27"	97° 8' 38.60"	1 894
73	17° 0' 56.45"	97° 8' 46.41"	1 854
>90	17° 0' 52.50"	97° 8' 51.87"	1 775

El diseño utilizado fue un muestreo aleatorio estratificado por clases de edad del arbolado y en cada sitio se establecieron cinco parcelas o cuadrantes permanentes de 10 x 10 m (Vogt *et al.*, 1992). Se hizo una evaluación de la estructura de la vegetación en el que se incluyó el número de árboles por cuadrante y sitio, se midió la altura y el diámetro a la altura del pecho (DAP) con la ayuda de un clinómetro y cinta diamétrica. Asimismo, se realizó el análisis físico (textura y color) y químico (pH, materia orgánica) del suelo de cada sitio en el Laboratorio Central de la Universidad Autónoma Chapingo. El pH se determinó por el método del potenciómetro, relación suelo-agua CaCl₂ 1:2; la materia orgánica (M.O.) por

el método de Walkley y Black; la textura por el método de hidrómetro de Bouyucos y la determinación del color del suelo con el sistema de Notación Munsell en seco.

5.3.3 Muestreo de esporomas de HEC y mesofauna presente

La recolección de esporomas de hongos se realizó una vez al mes y durante los meses de junio a agosto del 2014, los cuales corresponden a los meses de mayor temperatura y precipitación pluvial en la región de estudio (Figura 5.4).

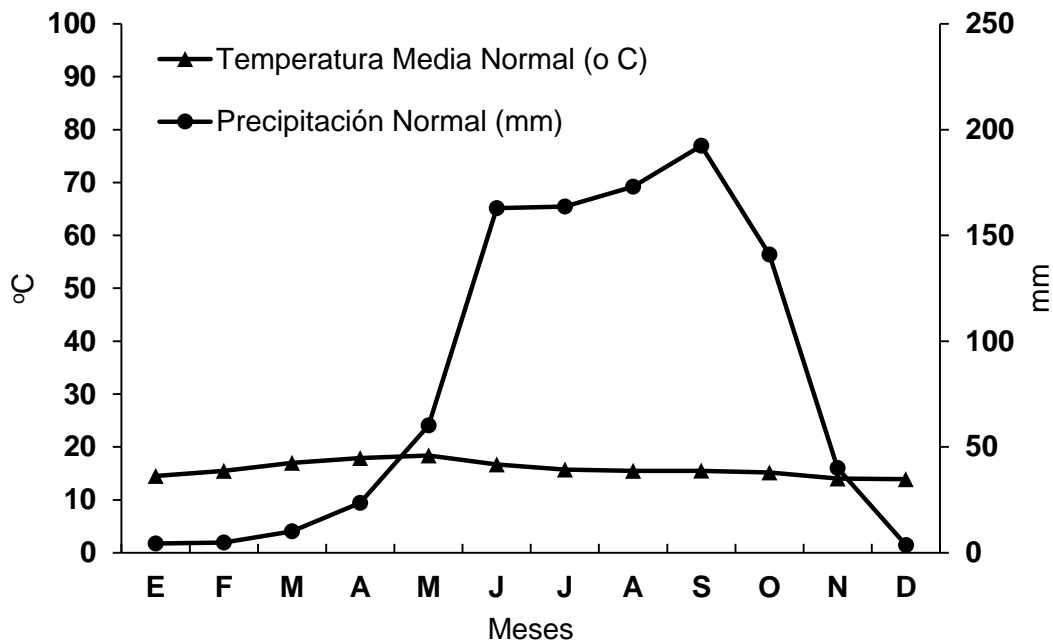


Figura 5.4. Gráfica ombrotérmica de la región de estudio. Fuente: Servicio Meteorológico Nacional (SMN), Estación Tlazoyaltepec (20313) (1981-2010).

En cada sitio y en cada cuadrante se recolectaron todos los esporomas frescos y completamente desarrollados de hongos Basidiomycetes y Ascomycetes comestibles ectomicorrízicos. Los ejemplares recolectados se fotografiaron y se describieron sus características macromorfológicas. Posteriormente, los esporomas se recolectaron, estos fueron cortados por la base del estípite y se

depositaron inmediatamente en una bolsa de plástico hermética, con cierre dentado, para conservar la mayor cantidad de especies de fauna presente en el esporoma. Para la preservación del hongo y de la fauna, se les añadió alcohol al 70% (Cifuentes *et al.*, 1986).

5.3.3.1 Extracción y aclarado de ácaros y colémbolos presentes en los esporomas

En el laboratorio, a los esporomas se les colectó la fauna presente en los mismos por el método de tamizado bajo el chorro de agua corriente. Para asegurar la extracción de la fauna del himenio se utilizaron tres tamices de 1.19, 0.180 y 0.050 mm de abertura, y de acuerdo al tamaño de la fauna presente esta fue separada en cada tamiz. En el tamiz de 0.050 mm se colectaron los ácaros y colémbolos, los cuales fueron conservados en alcohol al 70%.

Los ácaros (orden Mesostigmata y suborden Oribatida) y colémbolos (orden Poduromorpha, Entomobryomorpha y Symphypleona) fueron separados y clasificados del resto de la fauna con la ayuda de un estereoscopio Leica EZ4 con una resolución de 8 a 35X, y almacenados en viales con alcohol al 70%. Algunos especímenes fueron montados para su correcta identificación a nivel de orden y suborden, previo al montaje, los colémbolos fueron aclarados, esto con la finalidad de dejar más transparente el exoesqueleto de los especímenes, mediante la maceración de los tejidos internos y la remoción de las grasas y pigmentos del cuerpo. Para el aclarado, se utilizó hidróxido de potasio (KOH) al 10%, durante dos a cinco minutos, sin calentamiento. Posteriormente, se colocaron en lactofenol por

varias horas o días, dependiendo de la cantidad de pigmento y de grasa en el cuerpo de los colémbolos, cuidando de que no se destruyeran o estropearan. Otros especímenes, tales como los ácaros, se sumergieron en una solución de ácido láctico al 85%, sin calentamiento y por varias horas, lo cual dependía del grado de aclarado requerido para cada espécimen (Palacios-Vargas y Mejía, 2007; Walter y Krantz, 2009).

5.3.3.2 Montaje de ácaros y colémbolos presentes en los esporomas

La posición de los especímenes sobre el portaobjetos difiere entre los órdenes y subórdenes. Por ejemplo, los colémbolos Poduromorpha se deben colocar en posición dorso-ventral, mientras que para los Entromobryomorpha y Symphypleona, la posición indicada es latero-lateral. Los especímenes son montados en laminillas sobre medio líquido de Hoyer y secadas en el horno a 45 °C durante, por lo menos, ocho días (Palacios-Vargas y Mejía, 2007; Walter y Krantz, 2009).

5.3.4 Identificación taxonómica de esporomas y especímenes de ácaros y colémbolos presentes.

La determinación taxonómica del material fúngico se realizó utilizando las técnicas propuestas por Largent *et al.* (1980) y Tulloss (1994), además de la consulta de obras como Arora (1979), Phillips (1981), Lincoff (1981), Pérez-Silva y Herrera (1991), Singer *et al.* (1990, 1991, 1992), García-Jiménez *et al.* (2013), Guzmán y Ramírez-Guillén (2001), Kirk *et al.* (2001), Tulloss y Yang (2014), entre otras. La nomenclatura de los nombres científicos de los hongos se basó en el Index Fungorum (2014).

De acuerdo a sus características morfológicas, se identificaron y contabilizaron los adultos de ácaros y colémbolos presentes en cada esporoma de HEC. Para la identificación se utilizó un microscopio óptico Leica MD1000 y se tomaron fotografías usando un microscopio óptico Olympus BX51. Los ácaros (orden Mesostigmata y suborden Oribatida) y colémbolos (orden Poduromorpha, Entomobryomorpha y Symphypleona), se determinaron taxonómicamente utilizando la consulta de obras como Palacios-Vargas y Mejía (2007), Krantz y Walter (2009), Bellinger *et al.* (2012), Walter y Proctor (1998; 2013) y, Baquero y Jordana (2015), entre otros.

5.3.5 Análisis de datos

La riqueza de órdenes y subórdenes de colémbolos y ácaros fueron comparados entre los esporomas de las diferentes especies de HEC utilizando curvas de rarefacción e histogramas. Debido a que la estimación de la riqueza por este método es muy sensible al tamaño de muestra, las estimaciones utilizando rarefacción genera valores comparables de riqueza al ajustar la estimación a un mismo número de individuos colectados en los diferentes conjuntos (o esporomas de las diferentes especies); esto también se conoce como esfuerzo de muestreo o niveles comparables de abundancia (Buddle *et al.*, 2005; Colwell *et al.*, 2004). Para calcular la riqueza en los esporomas se utilizó el paquete "vegan" (Oksanen *et al.*, 2016) del software estadístico R versión 3.1.3 (R Development Core Team, 2016).

5.4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.4.1 Estructura de la vegetación y análisis físico y químico del suelo en los sitios de muestreo

Los sitios de muestreo o cronosecuencias de 25, 42 y 73 años se caracterizan por presentar una sucesión vegetal secundaria que consiste en el reemplazo de la vegetación preexistente después de ser destruida por un disturbio (RTQ). *Quercus magnoliifolia* crece sobre un suelo desarrollado y con la herencia biológica de la vegetación previa, el reservorio de semillas, por el arribo de éstas desde áreas vecinas o por el rebrote de los troncos de las especies cortadas. La especie *Q. magnoliifolia* tiene la capacidad de rebrotar de los tocones que quedan en los terrenos donde se realiza la agricultura migratoria o de RTQ y, como la mayoría de encinos, es tolerante al fuego (López *et al.*, 2015). El sitio de >90 años, se caracteriza por ser un bosque clímax de *Q. magnoliifolia*, lo cual indica que no ha sufrido perturbación por actividades antropogénicas. La abundancia de especies arbóreas se reduce conforme el bosque madura, lo que se refleja en el incremento de la altura y del diámetro a la altura del pecho (DAP) en las cronosecuencias. Sin embargo, en el bosque clímax (>90 años) se observan árboles de menor altura y mayor diámetro debido a que no existe competencia entre individuos en comparación con los sitios de sucesión o regeneración (Figura 5.5).

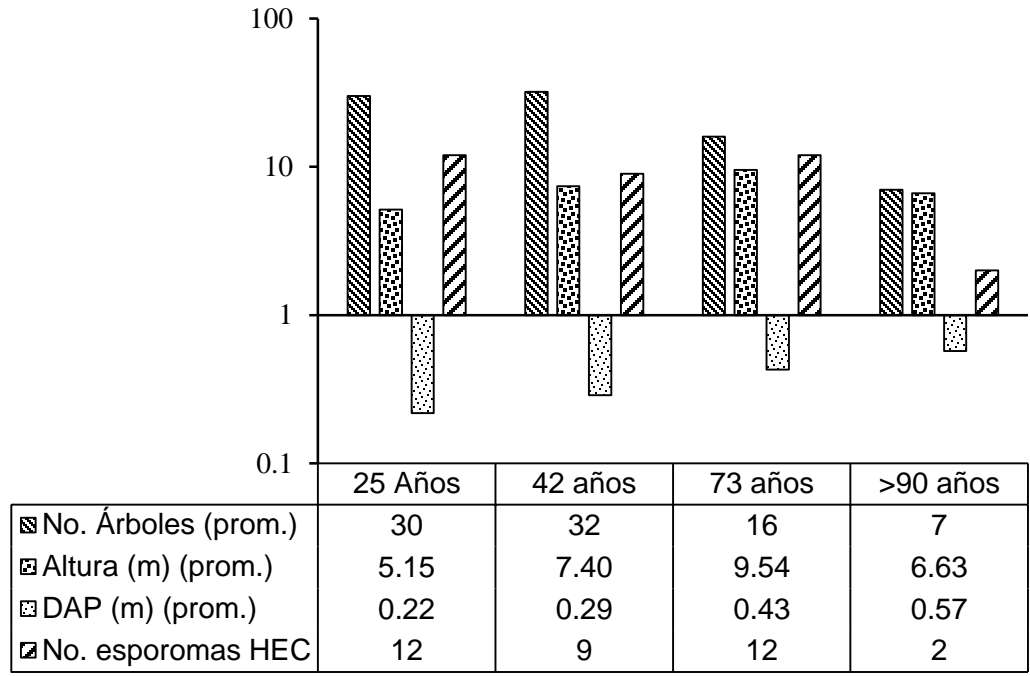


Figura 5.5. Estructura de la vegetación presente en las cronosecuencias de *Q. magnoliifolia*.

Con base en Castellanos *et al.* (2000), los suelos de cada sitio presentan diferente grado de acidez. Los sitios de 25 y 42 años son de tipo ácido (4.92 y 5.48), y los de 73 y >90 años son moderadamente ácidos (5.63 y 5.59). La acidez del suelo puede ser el resultado de la remoción de Ca, Mg y K cuando los sitios se usaron para la producción de cultivos y/o por efecto de lixiviación de bases intercambiables del suelo por erosión al estar desprovistas de vegetación, materia orgánica y por su accidentada topografía. Asimismo, el pH tiene efecto en la disponibilidad de nutrientes y otros elementos en el suelo. La textura presente es gruesa de tipo franco-arenosa (>50% de arena), cuya principal característica es su baja capacidad para retener nutrientes y agua; de color café-amarillento y con un porcentaje de materia orgánica (M.O) muy alto (>3.01 %) (Cuadro 5.2). En cuanto

a la materia orgánica, existen diversos factores que afectan la velocidad de descomposición de la hojarasca, pero básicamente están controlados por tres factores interrelacionados: el clima, la calidad de la hojarasca y la abundancia de microorganismos degradadores, como los hongos y la mesofauna (Berg y McClaugherty, 2008). De acuerdo a lo anterior, las características edáficas tienen efecto en la disponibilidad de nutrientes en los suelos, como nitrógeno y fósforo, por lo que la simbiosis micorrízica es un mecanismo necesario y obligado para la nutrición y desarrollo de las especies vegetales presentes en los sitios.

Cuadro 5.2. Análisis físico y químico del suelo en los sitios de muestreo o cronosecuencias de *Q. magnoliifolia*.

Años	M.O [¶]	pH [¶]	Arena	Limo	Arcilla	Textura ^{¶¶}	Color
	%			%			
25	3.6	4.92	83.6	10.6	5.8	Franco-Arenoso	10 YR 5/5 Café Amarillento
42	6.4	5.48	75.6	16.6	7.8	Franco-Arenoso	10 YR 4/4 Café Amarillento
73	7.5	5.63	75.6	12.6	11.8	Franco-Arenoso	11 YR 4/4 Café Amarillento
>90	6.9	5.59	77.6	12.6	9.8	Franco-Arenoso	12 YR 4/4 Café Amarillento

¶ M.O.= Materia orgánica

5.4.2 Diversidad y patrón fenológico de los HEC recolectados

Se recolectaron un total de 35 esporomas de hongos silvestres comestibles ectomicorrízicos durante los meses de muestreo (junio a septiembre). Las especies recolectadas fueron principalmente del phylum Basidiomycota y corresponden a las especies *Amanita* sect. *caesarea* (Scop.:Fr.) Pers., *Amanita* aff. *basii* Guzmán & Ram. Guill., *Cantharellus cibarius* s. l. Fr., *Lactarius volemus* Fr., *Ramaria* aff. *fennica* (P. Karst.) Ricken y *Russula mexicana*. Cabe mencionar,

que se recolectaron ejemplares de *H. lactifluorum* (Schw. Fr.) (Ascomycota), la cual no es una especie ectomicorrízica, sin embargo, se trata de una especie comestible de importancia en la región de estudio. *H. lactifluorum* es una especie parásita de especies ectomicorrízicas del género *Russula* y *Lactarius*, entre ellas a *Russula brevipes* Peck y *Russula delica* Fr. La especie de mayor abundancia fue *R. mexicana* (14%) y las de menor abundancia fueron las especies *C. cibarius* s.l., *R. aff. fennica* e *H. lactifluorum* (9%) (Figura 5.6).

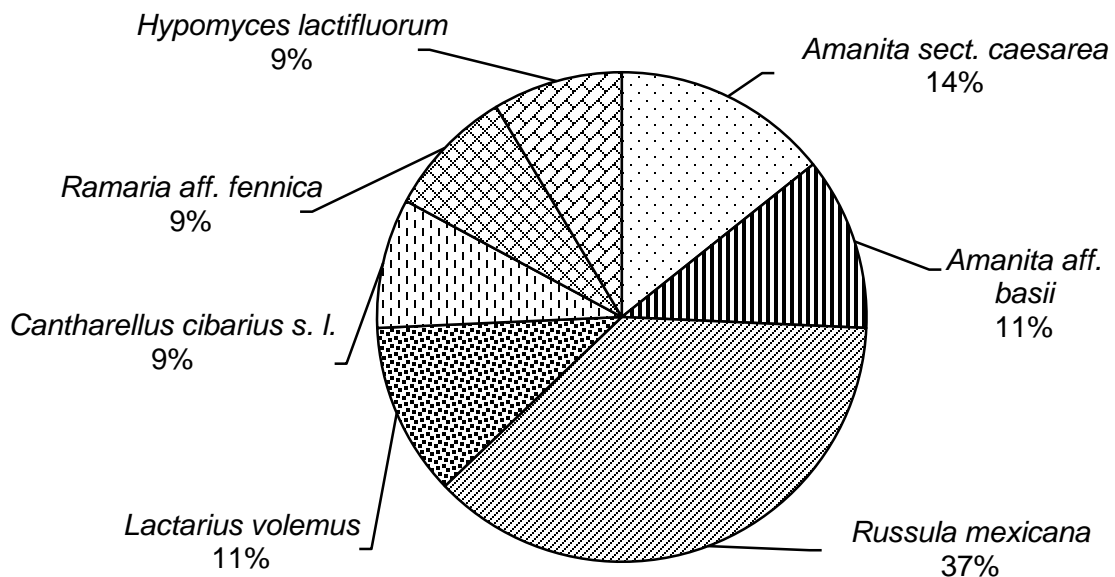


Figura 5.6. Especies de HEC recolectados en cronosecuencias de *Q. magnoliifolia*.

Por lo general, predominan géneros que representan a especies de estrategia K, como *Amanita*, *Boletus*, *Cantharellus*, *Cortinarius*, *Lactarius* y *Russula*. Estas especies, tienen elevadas demandas de carbono, crecimiento micelial lento, esporomas de mayor tamaño y con preferencia por los hábitats donde los

nutrientes se encuentran en la fracción orgánica del suelo (Deacon y Fleming, 1992).

La fenología reproductiva y la abundancia se encuentran condicionados entre otros factores a la precipitación y su distribución mensual, esto resulta ser un parámetro útil para conocer la aparición de ciertas especies y su época de recolección. Las especies *H. lactifluorum*, *A. sect. caesarea* y *A. aff. basii* pueden encontrarse a finales del mes de junio y principios de julio, con un patrón fenológico temprano prolongado. En los meses de mayor precipitación (julio y agosto) se desarrollan especies como *L. volemus*, *C. cibarius* s. l y *R. aff. fennica*, los cuales podemos incluirlos como de fenología corta a mediado de la estación de lluvias o bien de fenología tardía prolongada. La especie *R. mexicana* fue la única que se recolectó durante todos los muestreos y en las diferentes cronosecuencias (Figura 5.7).

La época de aparición o fase reproductiva de las especies fúngicas se relaciona con el periodo de lluvia que en la región comienzan por lo general en el mes de junio y finalizan en el mes de septiembre. Sin embargo, diversos estudios han indicado que el desarrollo de esporomas, dentro de una región geográfica, se encuentra influenciados por la elevación y latitud, así como la temperatura y la precipitación (Ohenoja, 1993), la composición vegetal (Longe *et al.*, 2004) y las características edáficas (Harrington, 2005).

5.4.3 Riqueza y abundancia de los ácaros y colémbolos en esporomas de HEC

Se identificaron en total 4 692 microartrópodos de la clase Collembola y subclase Acari presentes en los 35 cuerpos fructíferos o esporomas de HEC recolectados. Las especies más abundantes fueron las incluidas dentro de la clase Collembola (97.91%), distribuidas dentro de los órdenes Poduromorpha (96.06%), Entomobryomorpha (1.83%) y Symphypleona (0.02%). Por otro lado, las especies incluidas dentro de la subclase Acari, correspondieron al orden Mesostigmata (0.77%) y al suborden Oribatida (1.32%) (Figura 5.8 y 5.9).

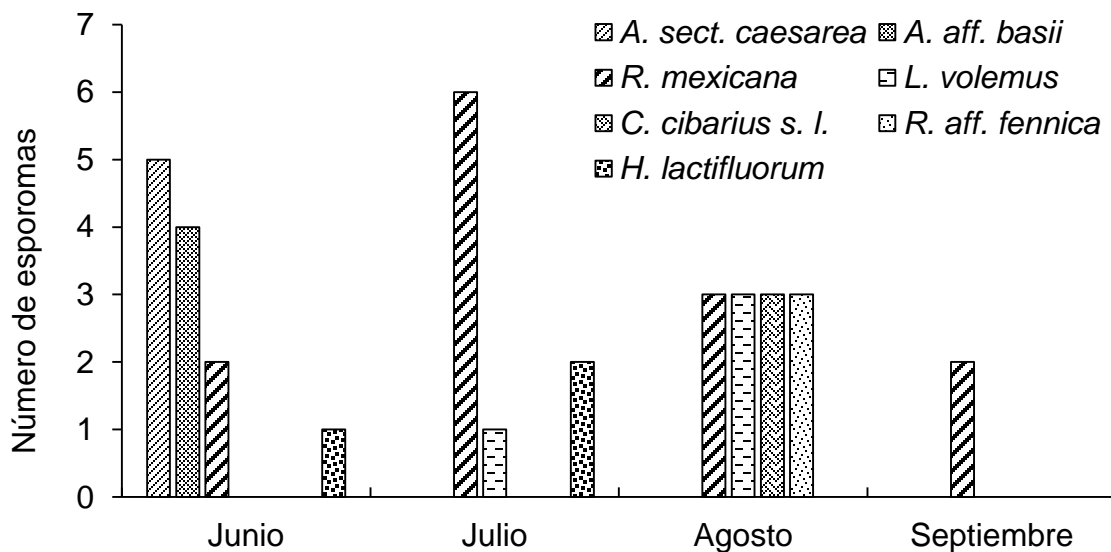


Figura 5.7. Número de esporomas de HEC por muestreo en cronosecuencias de *Q. magnoliifolia*.

Dentro del orden Poduromorpha predominaron morfoespecies de la familia Hypogastruridae, presentándose en el 87.5% de los esporomas recolectados, por lo que puede considerarse un habitante habitual y numéricamente el mayor grupo que se encuentra en el himenio de los macromicetos (Greenslade *et al.*, 2002;

Yamashita y Hijii, 2003; Castaño-Meneses *et al.*, 2004; Nakamori y Suzuki, 2005). Yamashita y Hijii (2003), encontraron que los colémbolos de la familia Hypogastruridae representaban el 97% del total de la fauna presente en los esporomas evaluados. Asimismo, se mencionan que la familia Hypogastruridae puede representar del 60% al 99% del total de colémbolos presentes en los esporomas de macromicetos (Mateos *et al.*, 1998; Palacios-Vargas y Gomez-Anaya, 1994; Takahashi *et al.*, 2005). Por otra parte, Sawahata (2006) menciona que especies de *Hypogastrura denisana* pueden consumir de 1 a 92% del área himenal de agaricales, lo cual está correlacionado con la densidad de colémbolos y con la especie fúngica.

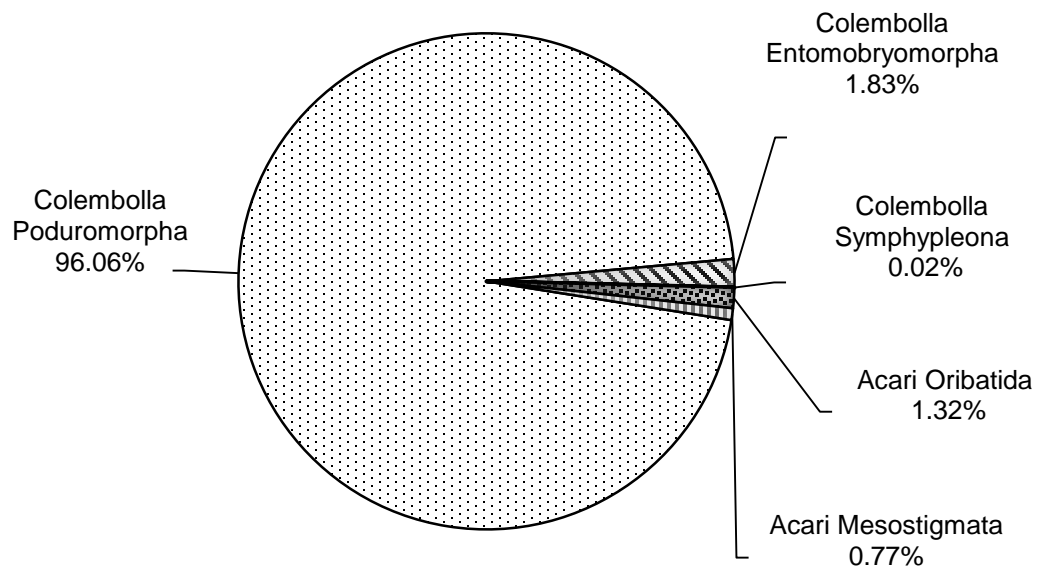


Figura 5.8. Diversidad de grupos de ácaros y colémbolos en esporomas de HEC.

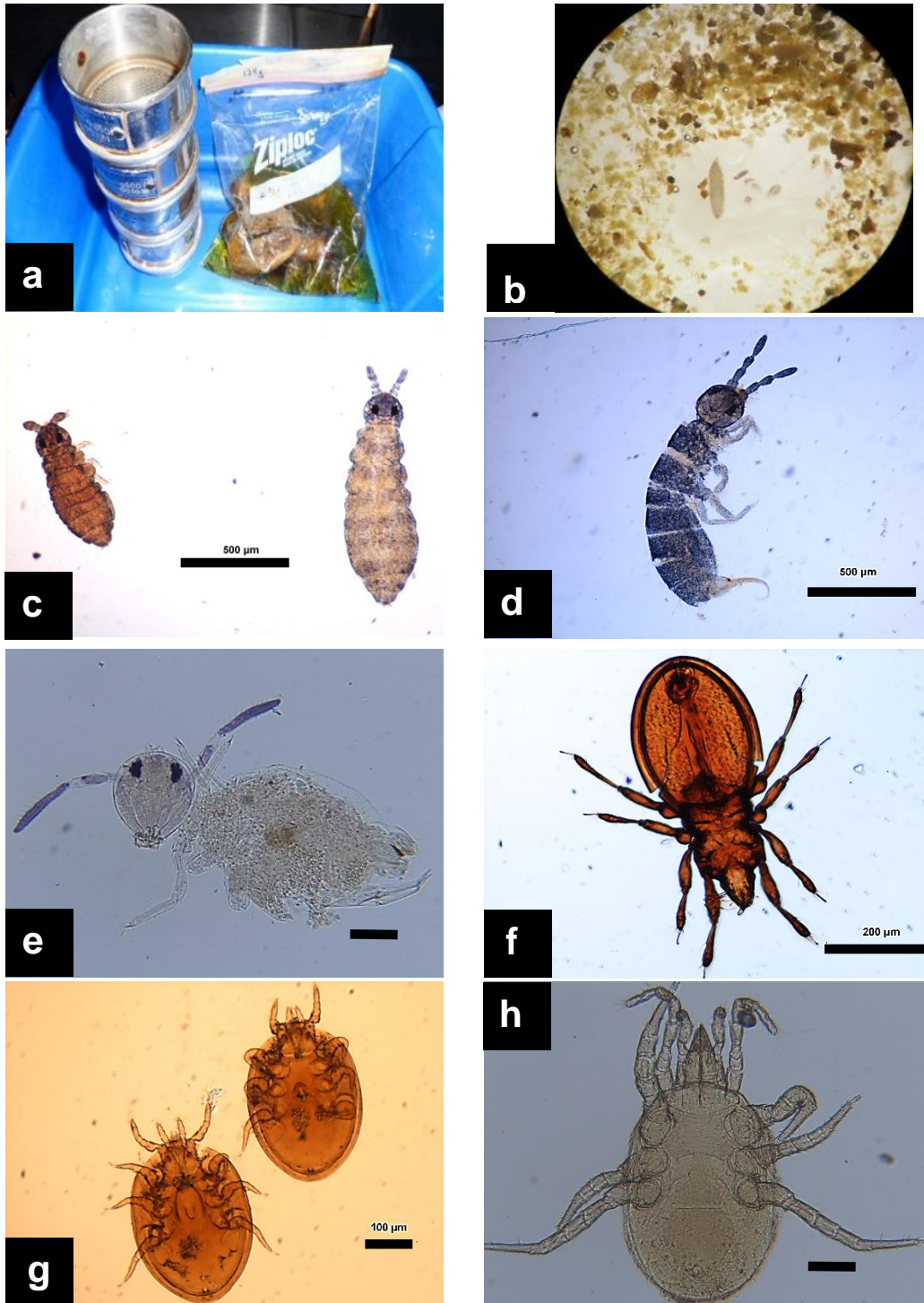


Figura 5.9. Extracción y grupos de ácaros y colémbolos presentes en HEC: a y b) extracción de mesofauna edáfica de esporomas de HEC; c) orden Pudromorpha; d) orden Entomobryomorpha; e) orden Symphypleona; f) suborden Oribatida; g y h) orden Mesostigmata. Barras en inciso c y d (0.5 mm); e, g y h (100 µm); y f (200 µm).

Con respecto a los demás grupos de colémbolos y ácaros que aparecen en un número reducido, no es posible obtener conclusiones certeras sobre su presencia en los esporomas examinados, ya que de acuerdo a la forma de colecta de los esporomas, no fue posible limpiarlo por completo para eliminar el sustrato o materia orgánica y, posiblemente, algunas de estas especies podrían haberse encontrado en esos sitios y no en el cuerpo fructífero.

Los diversos grupos de colémbolos y ácaros observados, incluyen especies que presentan por lo regular un hábito alimenticio de tipo micófago o fungívoro, ya que observa que se alimentan de hifas y esporas de HEC, lo cual concuerda con lo mencionado por Hopkin (1997), Brand y Dunn (1998), Russek (1998), Castaño-Meneses *et al.* (2004), Walter y Proctor (2013), Palacios-Vargas (2014) y Palacios-Vargas *et al.* (2014). Sin embargo, algunas especies de ácaros mesostigmados y oribátidos también pueden estar presentes en el cuerpo fructífero del HEC. Por ejemplo, se han reportado especies de Mesostigmata que pertenecen a las familias Ameroseiidae, Blattisociidae, Cercomegistidae, Digamasellidae, Laelapidae, Macrochelidae, Sejidae y Uropodidae (Walter y Proctor, 1998), presentes en hongos de soporte. La mayoría son micetofilos depredadores que se alimentan de insectos, ácaros y nematodos que habitan esporomas, sin embargo, especies del género *Ameroseius* (Ameroseiidae) son Mesostigmata fungívoros (Walter y Proctor, 1998; Walter y Proctor, 2013). Por otra parte, los oribátidos en los esporomas de hongos no muestran evidencia que se alimentan del hongo (O'Connell y Bolger, 1997), por lo que estos pueden proceder de la fauna asociada a la hojarasca o madera muerta presente en los sitios.

Las especies presentes cumplen funciones como vectores de esporas, descomponedores del cuerpo fructífero y/o reguladores de las poblaciones que cohabitan en ese microhábitat (Okabe, 1999). Sin embargo, no podemos excluir la posibilidad de que el uso de los esporomas sea porque presentan condiciones similares a su hábitat natural, al hospedarse en los tubos, agujones o láminas del himenio, donde estos encuentran protección y alimento.

En algunos especímenes de colémbolos observados al microscopio se encontró en el tracto digestivo bolos de alimento compuesto por material fúngico como hifas y esporas, o solo esporas en diferentes proporciones (Figura 5.10). La proporción de esporas a hifas en el contenido intestinal de colémbolos varía con la especie de colémbolos (Greenslade *et al.*, 2002) y con la especie de hongo (Sawahata *et al.*, 2000). Asimismo, Sawahata *et al.* (2001), mencionan que las esporas de ciertas especies de hongos se rompen físicamente en el tracto digestivo de ciertas especies de colémbolos, mientras que las esporas de otras especies de hongos conservan su forma original. En el primer caso, las esporas son probablemente disponibles como recurso alimenticio. De acuerdo a esto, la microfagia por los microartrópodos pueden causar daño a los esporomas, y en consecuencia, esto puede causar una disminución en la producción de esporas. Sin embargo, también puede incrementar la dispersión de esporas en la etapa reproductiva de los esporomas (Lilleskov y Bruns, 2005; Boddy y Jones, 2008; Sitta y Süß, 2012; Solano, 2014; Halbwachs y Bäessler, 2015). Esto último puede ser el caso de las esporas encontradas en los tractos digestivos o las que estaban

adheridas al cuerpo de los colémbolos Poduromorpha, debido a que estas no presentaban daños.

Las curvas de rarefacción basada en el número de individuos colectados en los esporomas de cinco de los HEC y con base en un número comparable de 1000 individuos muestreados, se observó que la riqueza estimada de órdenes y subórdenes de colémbolos y ácaros fue menor en *Lactarius volemus* y mayor en *Russula mexicana*, esto en relación a un suborden, el de los ácaros oribátidos (Figura 5.10 y 5.11). Sin embargo, los esporomas de *Hypomyces lactifluorum* y *Amanita* sect. *caesarea* presentaron similar riqueza con respecto a *Russula mexicana* pero las abundancias presentes fueron muy bajas en comparación con la de los esporomas de *R. mexicana*. Algo similar se observó en los esporomas de *Ramaria* aff. *fennica* los cuales presentaron similar riqueza a la especie *Lactarius volemus*, sin embargo, sus abundancias fueron de las más bajas encontradas, conjuntamente con las de los esporomas de *Amanita* aff. *basii* y *Cantharellus cibarius* s. l., cuyos valores no fueron analizados en la rarefacción debido al bajo número de individuos encontrados.

La muy baja abundancia de morfoespecies en un orden o suborden en un cuerpo fructífero en particular, se puede interpretar como una verdadera ausencia (la morfoespecie no está presente en el esporoma). Lo anterior puede deberse posiblemente a las características químicas (compuestos bioactivos) y/o micro y macromorfológicas de los esporomas de los HEC. Sin embargo, esto no implica que dichas características se aplique para todos los insectos o artrópodos micófagos.

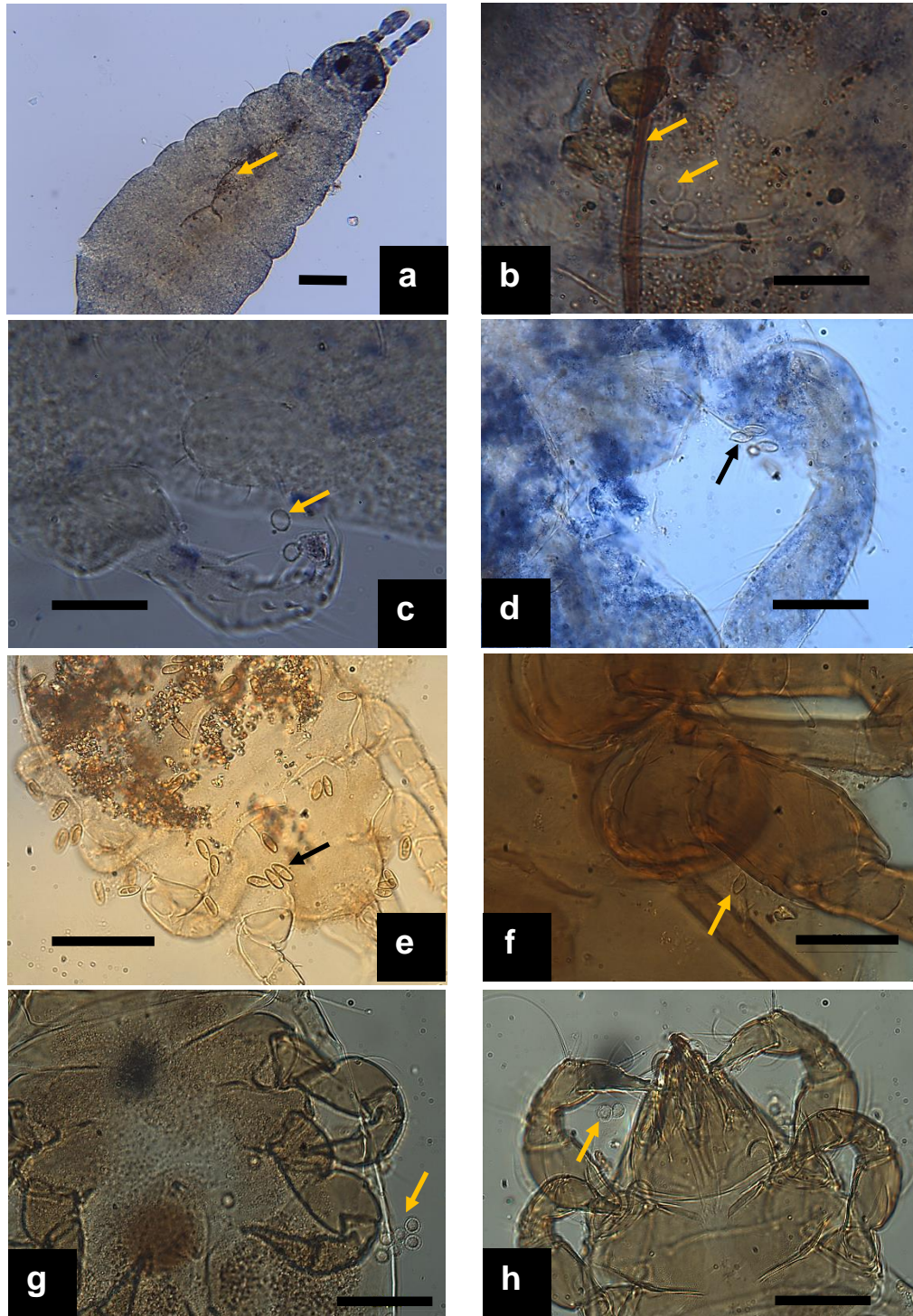


Figura 5.10. Presencia de hifas y esporas de HEC en ácaros y colémbolos: a, b y c) hifa y esporas de *Amanita* aff. *basii* en Pudromorpha; d) espora de *Ramaria* aff. *fennica* en Entomobryomorpha; e) esporas de *Boletus* sp. en Astigmata; f) esporas de *R.* aff. *fennica* en Mesostigmata; g y h) esporas de *R. mexicana* en Oribatida. Barras en inciso a (100 μ m); b, c, d, e, f, g y h (50 μ m).

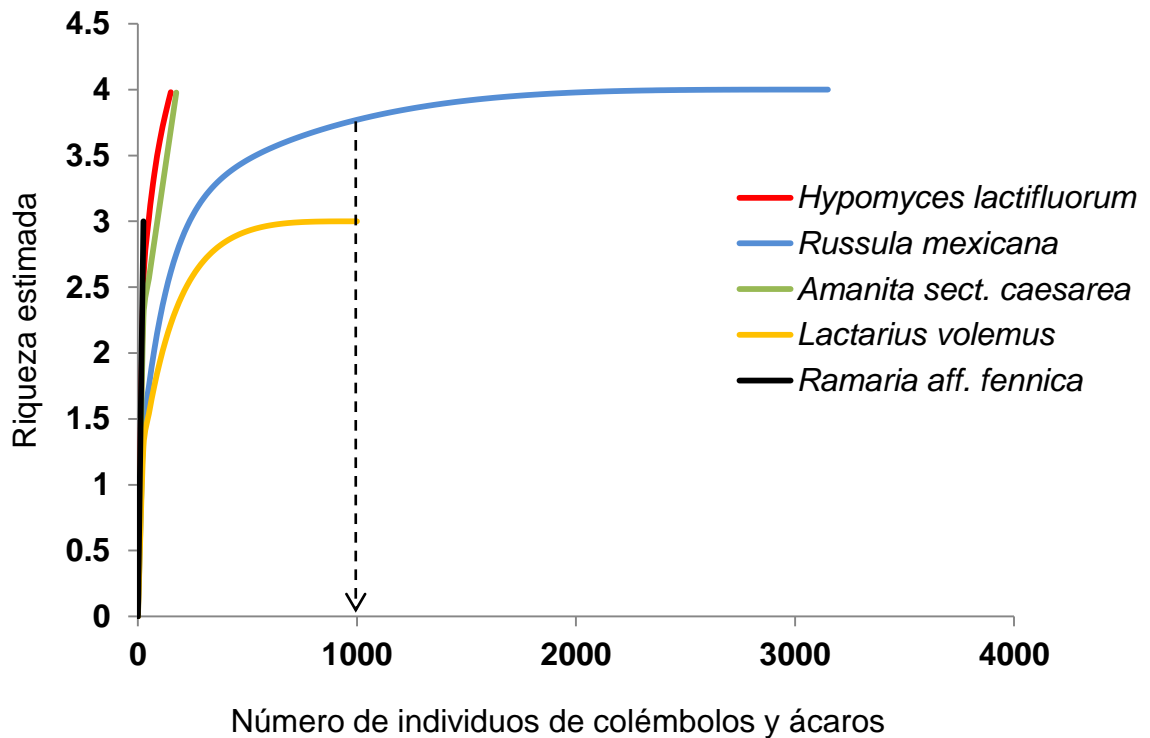


Figura 5.11. Estimación de riqueza de órdenes y subórdenes de ácaros y colémbolos encontrados en esporomas de HEC utilizando curvas de rarefacción. La estandarización de la estimación de la riqueza se realizó con un tamaño mínimo de muestra de 1000 individuos.

5.4.3.1 Presencia de compuestos bioactivos y/o estructuras micromorfológicas en HEC como respuesta al forrajeo de la mesofauna

La relación hongo-insecto se basa en señales químicas u olfativas, por lo que los artrópodos micófagos y dispersores de esporas prefieren aquellos esporomas que contienen sustancias con olor y sabor agradable, mientras que aquellos que contienen sustancias insecticidas y repelentes tóxicos son menos propensos al ataque de artrópodos (Martin, 1979; Mier *et al.*, 1996; Wang *et al.*, 2002; Swantje *et al.*, 2011). Por ejemplo, en el caso de especies de trufa (*Tuber* sp.), las sustancias que atraen a los artrópodos micófagos son de diferente naturaleza, es

decir, son compuestos orgánicos volátiles entre los que se encuentran sulfato de dimetilo, 2- metil propanal, 2-butanona, 2-metil butanol, 2-metil butanal, 3-metil butanol y 3 metil butanal (Hochberg *et al.*, 2003; Pacioni *et al.*, 1990).

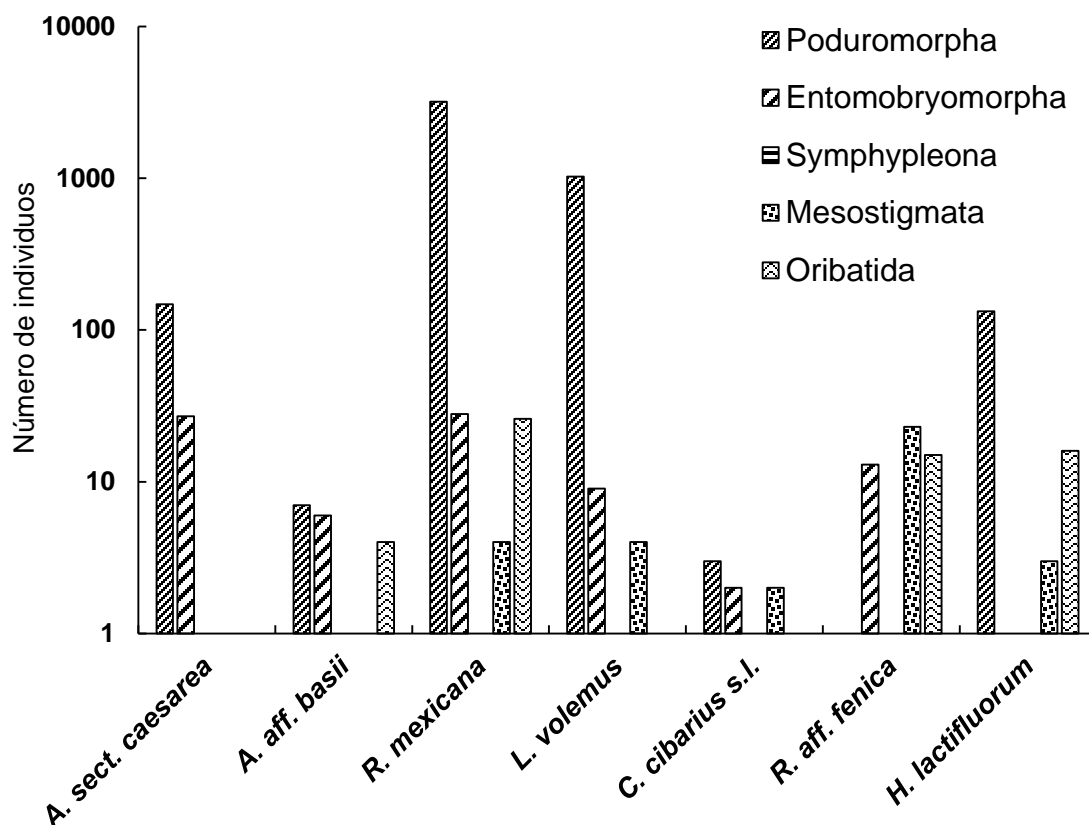


Figura 5.12. Número de individuos totales de Collembola y Acari por especie de HEC.

Una respuesta muy común cuando se producen heridas en plantas, animales y hongos es la activación de hidrolasas y lipoxigenasas, que conduce a la liberación de ácidos grasos libres y a una posterior oxidación del ácido linoleico a hidroperóxidos. En los hongos, después de la lesión, el ácido linoleico se oxida y degrada vía el ácido intermediario (8E, 12Z, 10S)-10-hidroperoxi-8, 12-octadecadienoico a (3R)-1-octen-3-ol y ácido (8E)-10-oxodec-8-enoico. El (3R)-1-

octen-3-ol actúa como defensa química para protegerse de parásitos y depredadores, y está presente en la mayoría de los hongos

Russula mexicana y *Lactarius volemus* fueron las especies fúngicas en donde se observó mayor preferencia de los colémbolos (Figura 5.12), lo que sugiere que es un alimento de alto valor nutricional a pesar que se han identificado compuestos tóxicos y estructuras micromorfológicas que sirven como defensa contra el forrajeo de microartrópodos. A diferencia de otras especies fúngicas, las especies del género *Lactarius* y *Russula*, particularmente, parecen utilizar compuestos de sabor picante conocidos como velleral e isovelleral, aldehídos como porninsal (*Lactarius porninsis*), delicia y lactaroviolina (*L. deliciosus* y *L. deterrimus*) y una mezcla de benzofurano y de pigmentos cromeno (*L. picinus* y *L. fuliginosus*) (Spiteller, 2015).

Por ejemplo, Nakamori y Susuki (2005), evaluaron la preferencia de tres especies de colémbolos de la familia Hypogastruridae sobre esporomas de *Cortinarius salor*, *Lactarius quietus* y *Russula emetica*; y observaron que cada especie de colémbolo tuvo preferencia por cierta especie fúngica. Estos mismos autores, al evaluar el papel defensivo de los cistidios presentes en las láminas de *Russula bella* y *Strobilorus onshima* contra las especies de colémbolos *Ceratophysella denisana* y *Mitchellania horrida*, observaron una mayor mortalidad en las especies fúngicas donde los cistidios eran abundantes (Nakamori y Susuki, 2007). Asimismo, también observaron que *C. denisana* no tenía preferencia por el hongo *Strobilorus onshima*, sin embargo, *M. pilosa* si se alimentaba de esta especie y parecía tolerar los cistidios por un corto tiempo (Nakamori y Susuki, 2008). La percepción de los recursos de alta calidad nutrimental es importante en

los microartrópodos edáficos, debido a que estos recursos son escasos, por tiempo limitado y están distribuidos de forma heterogénea en el medio (Bengtsson *et al.*, 1991).

Las especies fúngicas donde se observó menor abundancia de ácaros y colémbolos lo constituyen las especies *Amanita basii*, *Ramaria aff. fennica* y *Cantharellus cibarius* s. l. (Figura 5.12). En el caso de *Amanita basii*, la poca abundancia puede deberse a que la mayoría de los esporomas presentaban desarrollo temprano cuando fueron colectados, incluso aún se observaba la presencia de la volva y/o el velo parcial, lo cual puede suponer que aún no existía colonización por parte de la mesofauna edáfica. Asimismo, puede atribuirse a la presencia de ciertos compuestos tóxicos que lo hace inapetecible para los colémbolos y ácaros. La especie presenta un color rojizo, marrón o naranja en el píleo, lo que es muy característico de especies del género (Tullos, 2014). El color rojo-naranja del píleo de varias especies de *Amanita*, incluyendo *A. caesarea*, es atribuido a las muscarinas. Entre los principales compuestos que han sido aislados en *A. muscaria* y están relacionados con su toxicidad, se incluyen los ácidos iboténico, estizolobico, glutámico, adípico, aspártico, entre otros (Dopp y Musso, 1973; Michelot y Melendez-Howell, 2003). El ácido iboténico es el compuesto bioactivo al cual se le atribuye el poder insecticida en *A. muscaria* (Takemoto *et al.*, 1964).

Por otra parte, la baja abundancia de mesofauna en *Ramaria aff. fennica*, puede deberse a la posible presencia de compuestos bioactivos con actividad insecticida similares a el ergosta-7, 22-dien-3 beta, 5a, 6 beta-triol que ha sido

aislado de *Ramaria eryuanensis* (Wang *et al.*, 2010). Asimismo, a diferencia de los himenios con lámina, agujones o tubos de diversos macromicetos, muy apreciados como hábitat por microartrópodos, las especies de *Ramaria* no brindan las condiciones climáticas favorables y de seguridad para los colémbolos y ácaros debido a su morfología de tipo coraloide. Algo similar sucede con la especie *Cantharellus cibarius* y especies afines, ya que presenta un himenio con pliegues. Además, se ha reportado que los esporomas frescos de *Cantharellus* son raramente atacados por microartrópodos. El mecanismo de defensa de *Cantharellus* aún no está del todo comprobado, sin embargo, este es atribuido a lípidos acetilénicos u oxipilinas como los potenciales repelentes o productos insecticidas naturales (Danell, 1994; Krivosheina, 2008; Blacklock *et al.*, 2010). Diversos autores mencionan que esporomas frescos de *C. cibarius* pueden producir ácido cibarico (ácido (9Z, 13Z, 15E)-14,18-dihidroxi-12-ceto-9, 13, 15 octadecatrienoico en cantidades de hasta 100 mg kg⁻¹ de peso fresco, como respuesta a una lesión. Se prevé que el ácido cibarico se forme enzimáticamente a partir del ácido 14, 15-dehidrocrepenico, uno de los principales ácidos grasos presentes en los esporomas frescos (Pang y Sterner, 1991; Pang *et al.*, 1992; Anke *et al.*, 1996; Gry y Andersson, 2014).

5.4.4 Presencia de ácaros y colémbolos en esporomas de HEC con respecto a los factores climáticos

Durante toda la temporada de lluvias se observa la presencia de mesofauna en los esporomas de los HEC, sin embargo, se presentaron marcadas diferencias en cuanto a su abundancia durante los meses que dura la temporada. De acuerdo

a los resultados obtenidos, los meses en donde se observó mayor abundancia de colémbolos y ácaros totales, fueron los meses de junio a agosto (Cuadro 5.3 y Figura 5.13). Esto coincide con el inicio de lluvias en la región de estudio, así como, con la mayor diversidad y abundancia de esporomas en los sitios de muestreo. Sin embargo, en el mes de septiembre, la precipitación pluvial comienza a decrecer y con ello también la diversidad de macromicetos, lo cual se ve reflejado en la abundancia y diversidad de la mesofauna que se presenta en los esporomas. Al respecto, Sawahata *et al.* (2002), mencionan que las precipitaciones pluviales estimulan la salida de los colémbolos del suelo para buscar alimento por lo que realizan una migración vertical a través del suelo, lo que podría explicar por qué son más frecuentes y más numerosos los colémbolos Poduromorpha en los esporomas de los HEC en los primeros meses de lluvia.

Cuadro 5.3. Número de individuos totales de colémbolos y ácaros presentes en esporomas de HEC durante los meses de muestreo.

Orden o Suborden	Muestreo			
	Junio	Julio	Agosto	Septiembre
Poduromorpha	1 372	2 272	608	255
Entomobryomorpha	36	26	24	-
Symphyleona	1	-	-	-
Mesostigmata	-	7	29	-
Oribatida	10	37	15	-
Total	1 419	2 342	676	255

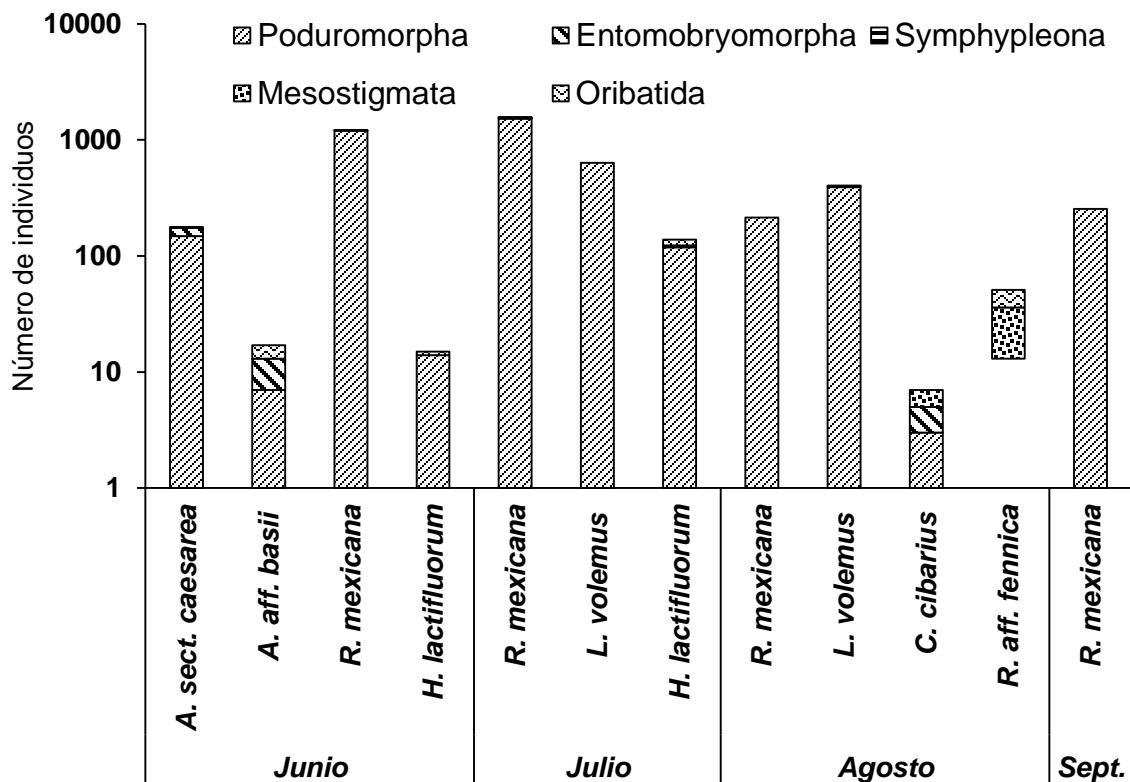


Figura 5.13. Número de individuos totales de Collembola y Acari por especie de HEC y época de muestreo.

5.4.5. Presencia de ácaros y colémbolos en esporomas de HEC con respecto a los sitios de muestreo

Las características de cada sitio indican que a pesar de la perturbación por el efecto de la roza-tumba y quema (RTQ) y la actividad agrícola por periodos cortos (2-3 años), se encuentran en un proceso auto regenerativo y están recuperando su estructura y función a través de la sucesión ecológica. Las propiedades del ecosistema que están directamente relacionadas con su respuesta ante las perturbaciones son la resiliencia, resistencia, elasticidad y fragilidad, aunque estas propiedades varían dependiendo de las características particulares de cada ecosistema. En algunos casos, los daños ocasionados al ecosistema son

demasiado severos debido a que la o las perturbaciones son demasiado intensas o se prolongan por demasiado tiempo y afectan seriamente los procesos sucesionales, lo cual disminuye la habilidad del bosque para recuperarse en forma natural (Bradshaw, 1983).

La presencia de mesofauna en los esporomas de HEC recolectados en las cronosecuencias es un indicio de la diversidad de las funciones de la fauna edáfica en el sitio de estudio. Dentro de la fauna edáfica, los más importantes son los colémbolos y ácaros oribátidos por su número, diversidad y funciones. Estos grupos se consideran como indicadores ecológicos de las preferencias en las interacciones mesofauna-HEC que pudieron ser observadas debido al ciclo corto de los HEC. La diversidad y abundancia de individuos de colémbolos y ácaros es similar en todos los sitios en donde se recolectaron los esporomas de HEC (Figura 5.14).

Diversos autores mencionan que las comunidades de microartrópodos edáficos difieren notablemente entre los tipos de vegetación (Nielsen *et al.*, 2010, 2012), pero debido a los escasos estudios, aún no está claro si estos cambios en la composición de especies se debe a la cantidad y calidad de la materia orgánica que se produce por las plantas (Cornwell *et al.*, 2008) o por factores abióticos en el suelo (Wardle y Zackrisson, 2005). Por ejemplo, Bokhorst *et al.* (2014), en un estudio realizado en cronosecuencias de bosque boreal, encontraron que la riqueza y abundancia de microartrópodos se asoció en forma positiva con la producción de materia orgánica y la presencia de musgo, siendo este último el regulador más fuerte en la diversidad de microartrópodos.

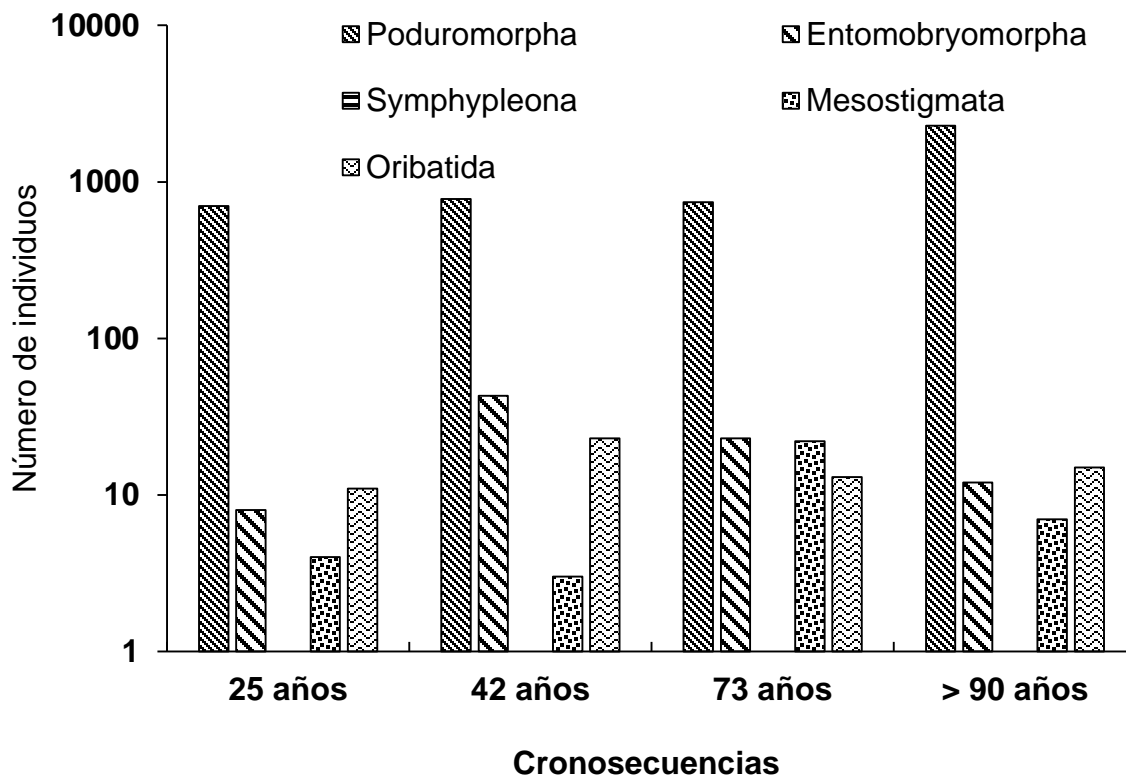


Figura 5.14. Número de individuos totales de colémbolos y ácaros presentes en esporomas de HEC en las cronosecuencias de *Q. magnoliifolia*.

5.4.6 El impacto de los colémbolos y ácaros en la comercialización de los HEC silvestres

La recolección de hongos silvestres comestibles tiene un gran potencial económico que, manejadas apropiadamente, pueden representar una alternativa real en el manejo sustentable de los bosques, y generar beneficios ambientales y sociales importantes. Sin embargo, si se pretende comercializar estas especies en el mercado internacional, es necesario considerar una serie de características, entre ellas la presencia de fauna presente en los esporomas. A nivel mundial, existe una gran demanda en el consumo de hongos silvestres frescos, secos y/o

en conservas. Sin embargo, junto con estos, también se ingieren larvas de fungívoros, colémbolos, ácaros y otros artrópodos muertos, y aunque no existe evidencia sobre algún efecto nocivo, puede crear una sensación de disgusto hacia los consumidores (Yen, 2009).

Debido a que existe un "ranking de palatabilidad" de las diferentes especies de hongos para los insectos fungívoros, incluyendo los microartrópodos, algunas especies de importancia económica a nivel internacional como *Cantharellus cibarius* s. l., *Boletus edulis* s. l., *Suillus luteus* s. l., *Tricholoma matsutake* s. l., *Amanita caesarea* (Scop.) Pers., *Lactarius sect. Dapetes*, *Russula* spp. y *Tuber* spp. son propensos a ser colonizados por microartrópodos del suelo, en mayor o menor grado (Sitta y Süß, 2012).

En la región de estudio existen especies con potencial para aprovecharse como un producto forestal no maderable de exportación a mercados internacionales, lo cual puede ser una alternativa para la conservación los recursos naturales. El comercio internacional de los hongos silvestres está valuado anualmente en billones de dólares, en el mercado internacional. Una de las razones de este elevado costo es que la mayoría de ellos no se ha podido cultivar (Yun y Hall, 2004) y son de gran interés para la cocina gourmet de diversos países europeos y de Norteamérica (Karwa *et al.*, 2011). Entre las especies con potencial podemos mencionar a *Amanita sect. caesarea* y *Cantharellus cibarius s.l.*. Este último presenta un valor anual aproximado, de acuerdo al mercado al menudeo, de \$1.67 billones de dólares americanos. Los principales países que demandan

estas especies son: Canadá, Francia, Italia, España, Estados Unidos, China y Alemania (Watling, 1997; Hall *et al.* 2003; Arora y Dunham, 2008).

Los esporomas frescos de *C. cibarius* Fr. y especies afines son raramente atacados por microartrópodos lo que representa una ventaja para su comercialización. Esto puede deberse por la presencia de compuestos insecticidas o repelentes en los esporomas. Danell (1994), menciona que a pesar del lento desarrollo de los esporomas, menos del 1% de *Cantharellus* están infestados por larvas de dípteros en comparación con la mayoría de los Agaricales y Boletales que es del 40 a 80%. Los micófagos reportados en la literatura son principalmente larvas polífagas de dípteros de la familia *Limoniidae*, seguido, con menor frecuencia, por algunas especies de *Suillia* o *Drosophila* (Krivosheina, 2008). En el caso de *A. caesarea* (Scop.) Pers, aunque no existen datos de análisis parasitológicos disponibles, es evidente que esta especie es altamente propensa a los ataques de los artrópodos fungívoros, especialmente larvas polífagas de dípteros (Hackman y Meinander, 1979).

En la región de estudio, existen otras especies que no se presentaron en los sitios de muestreo, pero son potenciales para ser aprovechados, como es el caso de *Boletus edulis* y *Tricholoma matsutake*. En esporomas del género *Boletus*, a menudo se encuentran colémbolos, en ocasiones en gran número, aunque no tan numerosos como en los hongos con himenio laminar. El porcentaje de esporomas que es atacado varía considerablemente entre las especies de *Boletus*, así como por efecto del ambiente y la temporada de crecimiento. Por ejemplo, *B. edulis* es menos atacado que *B. reticulatus* Schaeff. (Sitta y Süß, 2012). El hongo

T. matsutake (S. Ito et S. Imai) Sing. y especies afines son marcadamente propensos a los ataques de insectos fungívoros. Kim (1986), al coleccionar colémbolos en esporomas de *T. matsutake* provenientes de un bosque de *Pinus densiflora*, contabilizaron menos de 100 individuos por cuerpo fructífero, lo cual puede deberse a la poca preferencia por la especie de hongo o a que solo un pequeño número de colémbolos habitaban el bosque de donde procedían los esporomas.

La aptitud de los HEC como alimento para el consumo humano, va a depender del número de artrópodos incorporados en una muestra estándar de peso. Las autoridades reguladoras de alimentos (FDA, 1995) utilizan la prueba de “basura o suciedad” para tolerar ciertas especies de “gusanos” (no más de 20 individuos, o bien, no más de 5 cuando miden más de 2 mm de largo) y para “ácaros” (no más de 75 individuos) en muestras procesadas o deshidratadas. El impacto de insectos más pequeños de 1-2 mm (por ejemplo, ácaros, colémbolos, huevecillos de dípteros, y las larvas en su primer instar) es irrelevante (Sitta y Süß, 2012).

5.5 CONCLUSIONES

La presencia de la mesofauna en los HEC es un indicador de las interacciones mesofauna-hongos ectomicorrízicos que se llevan a cabo en el bosque de *Q. magnoliifolia*. Los Collembola, del orden Poduromorpha, prefieren habitar y alimentarse de HEC en comparación con ácaros y colémbolos del orden Entomobryomorpha. Los Collembola, del orden Poduromorpha, al parecer son más tolerantes a los compuestos tóxicos que se presentan en especies del género

Russula y *Lactarius*. Los ácaros del orden Oribatida son los que hicieron la diferencia entre la riqueza de órdenes y subórdenes presentes en los HEC. La especie *Russula mexicana* predominó en toda la estación de lluvias y en todos los sitios de muestreo y además fue la más preferida y con mayor diversidad de mesofauna edáfica. Las especies con menor abundancia de mesofauna edáfica, como *Cantharellus cibarius* s.l. y *Amanita* sect. *caesarea*, son las especies con mayor potencial para su aprovechamiento y comercialización, debido a que podrían cumplir con las normas sanitarias de exportación.

5.6 LITERATURA CITADA

- Anderson, J., M., and I. N. Healey. 1972. Seasonal and inter-specific variation in major components of the gut contents of some woodland Collembola. *J. An. Ecol.* 41: 359-368.
- Anke, H., P. Morales, and O. Sterner. 1996. Assays of the biological activities of two fatty acid derivatives formed in the edible mushrooms *Cantharellus cibarius* and *C. tubaeformis* as a response to injury. *Planta Med.* 62: 181-183.
- Arora, D., and S. M. Dunham. 2008. A new, commercially valuable Chanterelle species, *Cantharellus californicus* sp. nov., associated with live oak in California, USA. *Econ. Bot.* 62: 376-391.
- Baquero, E., y R. Jordana, R. 2015. Órdenes Poduromorpha, Entomobryomorpha, Neelipleona y Symphypleona. *Revista IDE@-SEA* 36: 1-11.
- Behan, V., M., and S. B. Hill. 1978. Feeding habits and spore dispersal of Oribatid mites in the North American arctic. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 15:497-516.

- Bellinger, P., F., K. A. Christiansen, and F. Janssens. 2012. Checklist of the Collembola of the World [<http://www.collembola.org>]; Consultado el 29 de noviembre de 2015.
- Bengtsson, G., K. Hedlund, and S. Rundgren. 1991. Selective odour perception in the soil collembola. *J. Chem. Ecol.* 17:2113-2116.
- Berg, B., and C. McClaugherty. 2008. Plant litter: Decomposition, humus formation, Carbon sequestration. Springer, Berlin. 338 p.
- Binns, E., S. 1982. Phoresy as migration-some functional aspects of phoresy in mites. *Biol. Rev.* 57: 571-620.
- Blacklock, B., J., B. E. Scheffler, M. R. Shepard, N. Jayasuriya, and R. E Minto. 2010. Functional Diversity in Fungal Fatty Acid Synthesis: The first acetylenase from the pacific golden chanterelle, *Cantharellus formosus*. *J. Biol. Chem.* 285: 28442-28449.
- Boddy, L., and T. H Jones. 2008. Interactions between basidiomycota and invertebrates. *In*: Boddy, L., J. Frankland, and P van West (eds). 2007. Ecology of saprotrophic basidiomycetes. Academic Press, British Mycological Society Symposia Series, Vol. 28. pp: 155-179.
- Bokhorst, S., D. A. Wardle, M. C. Nilsson, and M. J. Gundale. 2014. Impact of understory mosses and dwarf shrubs on soil micro-arthropods in a boreal forest chronosequence. *Plant and soil* 379: 121-133.
- Borhidi, A., S. Mahunka, and J. G. Palacios-Vargas. 1996. Report on the first year activity carried out in the framework of the Hungarian-Mexican soil zoological cooperation: "Diversity of the Oribatid fauna of Mexico" 1995. *Folia Entomol. Hungarica* 57: 79-84.
- Bradshaw, A., D. 1983. The reconstruction of ecosystems. *J. Appl. Ecol.* 20: 1-17.

- Brand, R., H., and C. P. Dunn. 1998. Diversity and abundance of springtails (Insecta: Collembola) in native and restored tallgrass prairies. *The American Midland Naturalist* 139: 235-242.
- Bruns, T., and R. P. Shefferson. 2004. Evolutionary studies of mycorrhizal fungi: milestones and future directions. *Can. J. Botany* 82: 1122-1132.
- Bruns, T., D. 1984. Insect mycophagy in the Boletales: fungivore diversity and the mushroom habitat. *In: Wheeler, Q., and M. Blackwell (eds). Fungus-insect relationships: Perspectives in ecology and evolution. Columbia University, New York, NY. pp: 91-129.*
- Buddle, C., M., J. Beguin, E. Bolduc, A. Mercado, T. E. Sackett, R. D. Selby, H. Varady-Szabo, and R. M. Zeran. 2005. The importance and use of taxon sampling curves for comparative biodiversity research with forest arthropod assemblages. *Can. Entomol.* 137: 120-127.
- Castaño-Meneses, G., J. G. Palacios-Vargas, and L. Q. Cutz-Pool. 2004. Feeding habits of Collembola and their ecological niche. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 75: 135-142.
- Castellanos, J., Z., J. X. Uvalle-Bueno, y A. Aguilar-Santelises. 2000. Manual de interpretación de análisis de suelos y aguas. Instituto de Capacitación para la Productividad Agrícola. 226 p.
- Christiansen, K., A. 1964. Bionomics of Collembola. *Ann. Rev. Entomol.* 9: 147-178.
- Cifuentes, J., M. Villegas, y L. Pérez-Ramírez. 1986. Hongos. *In: Lot, A., and F. Chang (eds). Manual de herbario. Consejo Nacional de la Flora de México, México D.F. pp: 55-64.*
- Colwell, R., K., C. X. Mao, and J. Chang. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.

- Cornwell, W., K., J. H. C. Cornelissen, K. Amatangelo, E. Dorrepaal, *et al.* 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol. Lett.* 11: 1065-1071.
- Danell, E. 1994. *Cantharellus cibarius*: mycorrhiza formation and ecology. Doctoral dissertation, Faculty of Science and Technology, Uppsala: Uppsala University.
- Davis, S., R., and M. S. Engel. 2006. Dryophthorine Weevils in Dominican Amber (Coleoptera: Curculionidae). *Trans. Kansas Acad. Sci.* 109: 191-198.
- De Armas, L., F., and A. Melic. Orden Schizomida. *Revista IDE@-SEA* 21: 1-6.
- Deacon, J., W., L. V. Fleming. 1992. Interactions of ectomycorrhizal fungi. *In*: Allen, M., F. (ed). *Mycorrhizal Functioning: an Integrative Plant-Fungal Process*. Chapman and Hall, New York. pp: 249-300.
- Deharveng, L., 2004. Recent advances in Collembola systematics. *Pedobiologia* 48: 415-433.
- Dell'Ampio, E., K. Meusemann, N. U. Szucsich, R. S. Peters, B. Meyer, J. Borner, M. Patersen, J. Andre, A. J. Aberer, A. Stamatakis, M. G. Walz, B. Q. Minh, A. von Haeseler, I. Ebersberger, G. Pass, and B. Misof. 2014. Decisive data sets in phylogenomics: lessons from studies on the phylogenetic relationships of primarily wingless insects. *Mol. Biol. Evol.* 31: 239-49.
- Döll, K., S. Chatterjee, S. Scheu, P. Karlovsky, and M. Rohlfs. 2013. Fungal metabolic plasticity and sexual development mediate induced resistance to arthropod fungivory. *Proc. R. Soc. B.* 280: 20131219.
- Dunlop, J., A., S. Wirth, D. Penney, A. McNeil, R. S. Bradley, P. J. Withers, and R. F. Preziosi. 2012. A minute fossil phoretic mite recovered by phase-contrast X-ray computed tomography. *Biology Lett.* 8: 457-460.
- Eickwort, G., C. 1990. Associations of mites with social insects. *Annu. Rev. Entomol.* 35: 469-488.

- Eisenbeis, G. 1982. Physiological absorption of liquid water by Collembola: absorption by the ventral tube at different salinities. *J. Insect Physiol.* 28: 11-20.
- Estrada-Venegas, E., G. 2007. Ácaros del suelo y su influencia en los procesos de descomposición. *In: Ferrera-Cerrato, R., y A. Alarcón (eds). Microbiología Agrícola.* Editorial Trillas, México, D.F. pp: 273-294.
- Faddeeva, A., R. A Studer, K. Kraaijeveld, D. Sie, B. Ylstra, J. Mariën, H. J. M. op den Camp, E. Datema, J. T. den Dunnen, N. M. van Straalen, and D. Roelofs. 2015. Collembolan transcriptomes highlight molecular evolution of Hexapods and provide clues on the adaptation to terrestrial life. *Plos One* 10: 1-18.
- FDA. 1995. Defect levels handbook. The food defect action levels. <http://www.fda.gov/Food/GuidanceComplianceRegulatoryInformation/GuidanceDocuments/Sanitation/ucm056174.htm>. 28 de noviembre de 2015.
- Field, K., J., S. Pressel, J. G. Duckett, W. R. Rimington, and M. I. Bidartondo. 2015. Symbiotic options for the conquest of land. *Trends Ecol. Evol.* 30: 477-486.
- Filser, J. 2002. The role of Collembola in carbon and nitrogen cycling in soil. *Pedobiologia* 46: 234-245.
- Fogel, R., and J. M. Trappe. 1978. Fungus consumption (Mycophagy) by small animals. *Northwest Sci.* 52:1-31.
- Fragoso, C., P. Reyes-Castillo, y P. Rojas. 2001. La importancia de la biota edáfica en México. *Acta Zool. Mex.* 1: 1-10.
- Fungorum I. 2015. Index Fungorum. <http://www.indexfungorum.org>. 10 de enero 2016.
- García-Jiménez, J., R. Singer, E. Estrada, F. Garza-Ocañas, y R. Valenzuela. 2013. Dos especies nuevas del género *Boletus* (Boletales: Agaricomycetes) en México. *Rev. Mex. Biodivers.* 84: S152-S162.

- Gerson, U. 1969. Moss-arthropod associations. *Bryologist* 72: 495-500.
- Graves, R., C. 1960. Ecological observations on the insects and other inhabitants of woody shelf fungi (Basidiomycetes: Polyporaceae) in the Chicago area. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 53: 61-78.
- Greenslade, P., J. A. Simpson, and C. A. Grgurinovic. 2002. Collembola associated with fungal fruit-bodies in Australia. *Pedobiologia* 46: 345-352.
- Griffith, G., W. 2012. Do we need a global strategy for microbial conservation?. *Trend. Ecol. Evol.* 27: 1-2.
- Gry, J., and C. Andersson. 2014. Mushrooms traded as food. Vol II sec 2: Nordic risk assessments and background on edible mushrooms, suitable for commercial marketing and background lists for industry, trade and food inspection. Risk assessments of mushrooms on the four guidance lists. Nordic Council of Ministers, Copenhagen, DK. 471 p.
- Guevara, R., and R. Dirzo. 1999. Consumption of macro-fungi by invertebrates in a Mexican tropical cloud forest: do fruit body characteristics matter?. *J. Trop. Ecol.* 15: 603-617.
- Gulvik, M. 2007. Mites (Acari) as indicators of soil biodiversity and land use monitoring: a review. *Pol. J. Ecol.* 55: 415-440.
- Guzmán, G., and F. Ramírez-Guillén. 2001. The *Amanita caesarea*-complex. *Biblioteca Mycologica*, J. Cramer, Berlin. 63 p.
- Hackman, W., and M. Meinander. 1979. Diptera feeding as larvae on macrofungi in Finland. *Ann. Zool. Fennici.* 16: 50-83.
- Halbwachs, H., and C. Bässler. 2015. Gone with the wind-a review on basidiospores of lamellate agarics. *Mycosphere* 6: 78-112.

- Hall, I., R., Y. Wang, and A. Amicucci. 2003. Cultivation of edible ectomycorrhizal mushrooms. *Trends Biotechnol.* 21:433-438.
- Hammond, P. 1992. Species inventory. *In: Groombridge, B. (ed). Global biodiversity. Global biodiversity: status of the Earth's living resources.* Chapman & Hall, London. pp:17-39.
- Hanski, I. 1989. Fungivory: fungi, insects and ecology. *In: Wheeler, Q., and M. Blackwell (eds). Fungus-insect relationships: Perspectives in ecology and evolution.* Columbia University, New York, NY. pp: 25-68.
- Harrington, T., J., and D. T Mitchell. 2005. Ectomycorrhizas associated with a relict population of *Dryas octopetala* in the Burren, western Ireland. I. Distribution of ectomycorrhizas in relation to vegetation and soil characteristics. *Mycorrhiza* 15: 425-433.
- Hibbett, D., S., L. B. Gilbert, and M. J. Donoghe. 2000. Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbioses in basidiomycetes. *Nature* 407: 506-508.
- Hirst, S., and S. Maulik. 1926. On some arthropod remains from the Rhynie chert (Old Red Sandstone). *Geol. Mag.* 63: 69-71.
- Hochberg, M., E., G. Bertault, K. Poitrineau, and A. Janssen. 2003. Olfactory orientation of the truffle beetle, *Leiodes cinnamomea*. *Entomol. Exp. Appl.* 109:147-153.
- Hoffmann, A. 1990. Los trombicúlidos de México (Acarida:Trombiculidae). *Publicaciones Especiales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 2:1-275.
- Hoffmann, A. y M. Vázquez. 1986. Los primitivos ácaros opilioacaridos en México. *Folia Entomol. Mex.* 67: 53-60.
- Hoffmann, A. y M.G. López-Campos. 2002. Acari. *In: Llorente Bousquets J. y J.J. Morrone (eds). Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de*

- México: Hacia una síntesis de su conocimiento, Vol. III. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. pp: 223-276.
- Hoffmann, A., M. G. López-Campos e I. M. Vázquez-Rojas. 2004. Los artrópodos de las cavernas de México. *In*: Llorente Bousquets J., E., J. J. Morrone, O. Yáñez Ordoñez e I. Vargas (eds). Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento, Vol. IV. Universidad Nacional Autónoma de México y Conabio, México, D. F. pp: 229-326.
- Hoffmann, A., y R. Riverón. 1992. Biorrelaciones entre los musgos y su acarofauna en México. *Tropical Bryology* 6: 105-110.
- Hofstetter, R., W., and J. C. Moser. 2014. The role of mites in insect-fungus associations. *Annu. Rev. Entomol.* 59: 537-557.
- Honrubia, M. 2009. Las micorrizas: una relación planta-hongo que dura más de 400 millones de años. *Anales Jard. Bot. Madrid* 66S1: 133-144.
- Hopkin, S., P. 1997. *Biology of the Springtails:(Insecta: Collembola.* Oxford University Press, Oxford. 330 p.
- Houck, M., A., and B. M. OConnor. 1991. Ecological and evolutionary significance of phoresy in the Astigmata. *Ann. Rev. Entomol.* 36: 611-636.
- INEGI. 2010. Compendio de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México, D.F. <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/topografia/compendio.aspx>. 10 de enero de 2016.
- Janssens F., and K. A. Christiansen. 2011. *In*: Zhang, Z., Q. (ed). *Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness.* *Zootaxa* 3148: 192-194.

- Joosse, E., N., and T. A. C. M. Koelman. 1979. Evidence for the presence of aggregation pheromones in *Onychiurus armatus* (Collembola), a pest insect in sugar beet. *Entomol. Exp. Appl.* 26: 197-201.
- Jørgensen, H., B., S. Elmholt and H.Petersen. 2003. Collembolan dietary specialisation on soil grown fungi. *Biol. Fert. Soils* 39: 9-15.
- Karasawa, S., K. Gotoh, T. Sasaki, and N. Hijii. 2005. Wind-based dispersal of oribatid mites (Acari: Oribatida) in a subtropical forest in Japan. *J. Acarol. Soc. Jpn.* 14:117-122.
- Karwa, A., A. Varma, and M. Rai. 2011. Edible ectomycorrhizal fungi: cultivation, conservation and challenges. *In*: Rai, M., and A. Varma (eds). *Diversity and biotechnology of ectomycorrhizae*. *Soil biology* 25. Springer, Berlin. pp: 429-453.
- Kim, H., J. 1986. The arthropod fauna inhabited in pine mushroom. *J. Korean For. Soc.* 72: 1-8.
- Kirk, P., M., P. F. Cannon, J. C. David, and J. A. Stalpers. 2001. *Ainsworth & Bisby's: Diccionario of the Fungi*. CABI, Wallingford. 771 p.
- Komonen, A. 2003. Hotspots of insect diversity in boreal forests. *Conserv. Biol.* 17: 976-981.
- Krantz, G., W. 2009. Habits and habitats. *In*: Krantz G., W. y D. Walter E. (eds). *A manual of Acarology*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. pp: 64-82.
- Krantz, G., W., and D. E. Walter. 2009. *A Manual of Acarology*. Third Edition. Texas Tech University Press; Lubbock, Texas. 807 p.
- Krantz, G., W., and E. E. Lindquist. 1979. Evolution of phytophagous mites (Acari). *Annu. Rev. Entomol.* 24: 121-158.

- Krivosheina, N., P. 2008. Macromycete fruit bodies as a habitat for dipterans (Insecta, Diptera). *Entomol. Rev.* 88: 778-792.
- Largent, D., C., D. Johnson, and R. Watling. 1980. How to Identify Mushrooms to genus III: Microscopic Features. Mad River Press, Eureka.
- Lehmitz, R., D. Russell, K. Hohberg, A. Christian, and W. Xylander E. 2011. Wind dispersal of oribatid mites as a mode of migration. *Pedobiología* 54: 201-207.
- LePage, B., A., R. S. Currah, R. A. Stockey, and G. W. Rothwell. 1997. Fossil ectomycorrhizae from the Middle Eocene. *A. J. Bot.* 84: 410-410.
- Lilleskov, E., A., and T. D. Bruns. 2005. Spore dispersal of a resupinate ectomycorrhizal fungus, *Tomentella sublilacina*, via soil food webs. *Mycologia* 97:762-769.
- Lincoff, G., H. 1981. The Audubon Society Field Guide to North American Mushrooms. Chanticleer Press, New York. 926 p.
- Lindo, Z., N. N. Winchester. 2008. Scale dependent diversity patterns in arboreal and terrestrial oribatid mite (Acari: Oribatida) communities. *Ecography* 31:53-60.
- Lindquist, E., E. 1965. An unusual new species of *Hoploseius* Berlese (Acarina: Blattisociidae) from México. *Can. Entomol.* 97: 1121-1131.
- Lindquist, E., E. 1975. Associations between mites and other arthropods in forest floor habitats. *Can. Entomol.* 107: 425-437.
- Lindquist, E., E. 1995. Remarkable convergence between two taxa of ascid mites (Acari: Mesostigmata) adapted to living in pore tubes of bracket fungi in North America, with description of *Mycolaelaps* new genus. *Can. J. Zoolog.* 73: 104-128.

- Lindquist, E., E. 1998. Evolution of phytophagy in trombidiform mites. *Exp. Appl. Acarol.* 22: 81-100.
- Lindquist, E., E., G. Krantz W., and D. Walter E. 2009. Classification. *In: Krantz, G., W., and D. Walter E. (eds). A manual of Acarology.* Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. pp: 97-103.
- Longe, J., J. Ammirati, T. O`Dell, G. Mueller, S. Huhndorf, Ch. Wang, J. Stokland, P. Schmit, L. Ryvardeen, P. Leacock, M. Mata, L. Umaña, Q. Wu, and D. L. Czederpiltz. 2004. Terrestrial and Lignicolous Macrofungi. *In: Mueller, G., M., G. F. Bills, and M. S. Foster (eds). Biodiversity of fungi: Inventory and monitoring methods.* Elsevier Academic Press. London. pp: 127-158.
- López, M., M., A., D. A. Rodríguez T., F. Santiago C., V. A. Sereno Ch., y D. Granados S. 2015. Tolerancia al fuego en *Quercus magnoliifolia*. *Rev. Árvore* 39: 523-533.
- Magurran, A., E. 2010. Q&A: What is biodiversity?. *BMC Biol.* 8: 145.
- Mahunka, S. 1982. Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum XLIII Oribatida Americana 4: Mexico I (Acari). *Arch. Sc. Geneve* 35: 173-178.
- Maraun, M., S. Visser, and S. Scheu. 1998. Oribatid mites enhance the recovery of the microbial community after a strong disturbance. *Appl. Soil Ecol.* 9: 175-181.
- Martin, M. 1979. Biochemical implications of insect mycophagy. *Biol. Rev.* 54: 1-21.
- Mateos, E., R. López, T. Barranco, P. Hoyo, y X. Llimona. 1996. Colémbolos (Hexapoda, Collembola) asociados con carpóforos de Basidiomicetes recolectados en el SW de Cataluña. *Rev. Catalana Micol.* 19: 99-107.
- Michelot, D., and L. M. Melendez-Howell. 2003. *Amanita muscaria*: chemistry, biology, toxicology, and ethnomycology. *Mycol. Res.* 107: 131-146.

- Mier, N., S. Canete, A. Kläbe, L. Chavant, and D. Fournier. 1996. Insecticidal properties of mushroom and toadstool carpophores. *Phytochemistry* 41: 1293-1299.
- Miner, B., G., S. E. Sultan, S. G. Morgan, D. K. Padilla, and R. A. Relyea. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends. Ecol. Evol.* 20:685-692.
- Misof, B., S. Liu, K. Meusemann K, R. S. Peters, A. Donath, C. Mayer, *et al.* 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science* 346:763-767.
- Mithöfer, A., and W. Boland. 2012. Plant defense against herbivores: chemical aspects. *Annu. Rev. Plant. Biol.* 63: 431-450.
- Moser, J., C., and S. R. Blomquist. 2011. Phoretic arthropods of the red imported fire ant in central Louisiana. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 104: 886-894.
- Nakamori, T., and A. Suzuki. 2005. Preference of three collembolan species for fruit-bodies of three species of basidiomycete fungi. *Pedobiologia* 49: 119-125.
- Nakamori, T., and A. Suzuki. 2007. Defensive role of cystidia against Collembola in the basidiomycetes *Russula bella* and *Strobilurus ohshimae*. *Mycol. Res.* 111: 1345-1351.
- Nakamori, T., and A. Suzuki. 2008. Surface properties of the mushroom *Strobilurus ohshimae* result in food differentiation by collembolan species. *Eur. J. Soil Biol.* 44: 478-482.
- Negri, I. 2004. Spatial distribution of Collembola in presence and absence of a predator. *Pedobiologia* 48: 585-588.
- Nielsen, U., N., G. H. R. Osler, C. D. Campbell, D. Burslem, and R. van der Wal. 2012. Predictors of fine-scale spatial variation in soil mite and microbe

- community composition differ between biotic groups and habitats. *Pedobiologia* 55: 83-91.
- Nielsen, U., N., G. H. R. Osler, C. D. Campbell, D. Burslem, and R. van der Wal. 2010. The influence of vegetation type, soil properties and precipitation on the composition of soil mite and microbial communities at the landscape scale. *J. Biogeography* 37: 1317-1328.
- Norton, R., A., P. M. Bonamo, J. D. Grierson, and W. A. Shear. 1988. Oribatid mite fossils from a terrestrial Devonian deposit near Gilboa, New York. *J. Paleon.* 62: 259-269.
- O'Connell, T., and T. Bolger. 1997. Stability, ephemerality and dispersal ability: microarthropod assemblages on fungal sporophores. *Biol. J. Linn. Soc.* 62: 111-131.
- Ohenoja, E. 1993. Effect of weather conditions on the larger fungi at different forest sites in northern Finland in 1976-1988. *Acta Univ. Oulu.* 243: 1-69.
- Ojala, R. and V. Huhta. 2001. Dispersal of microarthropods in forest soil. *Pedobiología* 45: 443-450.
- Okabe, K. 1999. Vectoring of *Hypocrea nigricans* (Hypocreales: Hypocreaceae) by three fungivorous mite species (Acari: Acaridae). *Exp. Appl. Acarol.* 23: 653-658.
- Okabe, K. 2013. Influence of spatio-temporal resource availability on mushroom mite diversity. *Exp. Appl. Acarol.* 61: 299-310.
- Oksanen, J., G. F. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, and H. Wagner. 2016. *vegan: Community Ecology Package*. Version 2.3-3. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>. 10 de enero de 2016

- Pacioni, G., C. Bellina-Agostinone, and M. D'Antonio. 1990. Odour composition of the *Tuber melanosporum* complex. *Mycol. Res.* 94: 201-204.
- Palacios-Vargas, G. y A. Gómez. 1991. Los colémbolos y su relación con los hongos. *In: XXVI Congreso Nacional de Entomología, I Simposio Nacional sobre la interacción Insecto-Hongo. Memorias*, 99-114.
- Palacios-Vargas, J., G. 2003. Los microartrópodos (Collembola) de la selva tropical húmeda. *In: Álvarez-Sánchez, J. y E. Naranjo-García (eds). Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz/Instituto de Biología, UNAM/Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. pp: 217-225.*
- Palacios-Vargas, J., G. 2014. Biodiversidad de Collembola (Hexapoda: Entognatha) en México. *Rev. Mex. Biodivers.* 85: 220-231.
- Palacios-Vargas, J., G., and J. A Gómez-Anaya. 1994. Lista actualizada de colémbolos micetófilos de México (Hexapoda: Entognatha). *Folia Entomol. Mex.* 92: 21-30.
- Palacios-Vargas, J., G., y M. Vidal-Acosta. 1994. Nuevas especies de Friesea (Collembola: Neanuridae) de reservas biológicas de México. *Southwest. Entomol.* 19: 291-291.
- Palacios-Vargas, J., G., B. E. Mejía R., y A. de Oyarzabal. 2014. Guía ilustrada para los artrópodos edáficos. UNAM, México. 88 p.
- Palacios-Vargas, J., G., y B. E. Mejia R. 2007. Técnicas de colecta, montaje y preservación de microartrópodos edáficos. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 72 p.
- Pang, Z., and O. Sterner. 1991. Cibaric acid, a new fatty acid derivative formed enzymically in damaged fruit bodies of *Cantharellus cibarius* (Chanterelle). *J. Organic Chem.* 56: 1233-1235.

- Pang, Z., O. Sterner, and H. Anke. 1992. (8E)-10-hydroxydec-8-enoic acid: its isolation from injured fruit bodies of *Cantharellus tubaeformis* and synthetic preparation. *Acta Chem. Scand.* 46: 301-303.
- Penney, D., A. McNeil, D. I. Green, R. S. Bradley, J. E. Jepson, P. J. Withers, and R. F. Preziosi. 2012. Ancient Ephemeroptera–Collembola Symbiosis Fossilized in Amber Predicts Contemporary Phoretic Associations. *PLoS ONE* 7: e47651.
- Pérez, T., M., C. Guzmán-Cornejo, G. Montiel-Parra, R. Paredes-León, y G. Rivas. 2014. Biodiversidad de ácaros en México. *Rev. Mex. Biodivers.* 85: S399-407.
- Pérez-Silva, E., y T. Herrera. 1991. Iconografía de macromicetos de México. I *Amanita*. Instituto de Biología-UNAM, México D.F. 137 p.
- Pielou, D., P. and A. N. Verma. 1968. The arthropod fauna associated with the birch bracket fungus, *Polyporus betulinus*, in eastern Canada. *Can. Entomol.* 100: 1179-1199.
- Pilz, D., and R. Molina. 1996. Managing forest ecosystems to conserve fungus diversity and sustain wild mushroom harvests. USDA Forest Service, Portland. 104 p.
- Poinar Jr, G. 2010 Paleoeological perspectives in Dominican amber. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 46: 23-52.
- R Development Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>. 10 de enero de 2016.
- Remy, W., T. N. Taylor, H. Hass, and H. Kerp. 1994. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 91: 11841-11843.
- Roberts, J., M., P. A. Umina, A. A. Hoffmann, and A. R. Weeks. 2011. Population dynamics and diapause response of the springtail pest *Sminthurus viridis*

- (Collembola: Sminthuridae) in southeastern Australia. *J. Econ. Entomol.* 104: 465-473.
- Rohlf, M., and A. C. L. Churchill. 2011. Fungal secondary metabolites as modulators of interactions with insects and other arthropods. *Fungal Genet. Biol.* 48: 23-34.
- Rota-Stabelli, O., A. C. Daley, and D. Pisani. 2013. Molecular time trees reveal a Cambrian colonization of land and a new scenario for ecdysozoan evolution. *Curr. Biol.* 23: 392-398.
- Rusek, J. 1998. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodivers. Conserv.* 7: 1207-1219.
- Rzedowski, J., 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 504 pp
- Sammataro, D., and G. R. Needham. 1996. Host-seeking behaviour of tracheal mites (Acari: Tarsonemidae) on honey bees (Hymenoptera: Apidae). *Exp. Appl. Acarol.* 20: 121-136.
- Sasaki, G., K. Ishiwata, R. Machida, T. Miyata, and Z. H. Su. 2013. Molecular phylogenetic analyses support the monophyly of Hexapoda and suggest the paraphyly of Entognatha. *BMC Evolutionary Biology* 13: 236.
- Sawahata, T. 2006. Hymenial area of agaric fruit bodies consumed by Collembola. *Mycoscience* 47: 91-93.
- Sawahata, T., K. Soma, and M. Ohmasa. 2000. Number and food habit of springtails on wild mushrooms of three species of Agaricales. *Edaphologia* 66:21-33.
- Sawahata, T., K. Soma, and M. Ohmasa. 2002. The seasonal change in abundance of *Hypogastrura denisana* Yosii on agaric mushrooms in relation to its life cycle. *Edaphologia* 69: 35-45.

- Schatz, H., V. M. Behan-Pelletier, B. M. O'Connor and R. A. Norton. 2011. Suborder Oribatida van der Hammen, 1968. *In*: Zhang Z., Q. (ed). Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa* 3148: 141-148.
- Schneider, K., C. Renker, and M. Maraun. 2005. Oribatid mite (Acari, Oribatida) feeding on ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 16: 67-72.
- Siepel, H., and E. M. De Ruiter-Dijkman. 1993. Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities. *Soil Biol. Biochem.* 25: 1491-1497.
- Singer, R., J. García, and L. D. Gómez. 1990. The Boletineae of Mexico and Central America. I-II. *Nova Hedwigia* 98: 1-72.
- Singer, R., J. García, and L. D. Gómez. 1991. The Boletineae of Mexico and Central America III. *Nova Hedwigia* 102: 1-99.
- Singer, R., J. García, L. D. Gómez. 1992. The Boletineae of Mexico and Central America IV. *Nova Hedwigia* 105: 1-62.
- Sitta, N., and L. Süss. 2012. Insects Parasitizing Edible Ectomycorrhizal Mushrooms. *In*: Zambonelli, A., and G. M. Bonito (eds). *Edible Ectomycorrhizal Mushrooms. Current Knowledge and Future Prospects.* *Soil Biology* 34. Springer Berlin, Heidelberg, pp:335-353.
- Solano, F. 2014. Melanins: skin pigments and much more-types, structural models, biological functions, and formation routes. *N. J. Sci.* 2014, 498276.
- Spiteller, P. 2008 Chemical defence strategies of higher fungi. *Chemistry Eur. J.* 14: 9100-9110.
- Spiteller, P. 2015. Chemical ecology of fungi. *Nat. Prod. Rep.* 32: 971-993.

- Staadén, S., A. Milcu, M. Rohlfs and S. Scheu. 2011. Olfactory cues associated with fungal grazing intensity and secondary metabolite pathway modulate Collembola foraging behaviour. *Soil Biol. Biochem.* 43: 1411-1416.
- Swift M., J., D. Bignell E., F. Moreira M., y E. Huising J. 2012. El inventario de la biodiversidad biológica del suelo: conceptos y guía general. *In: Moreira F., E. Huising J. y D. Bignell. E. (eds). Manual de biología de suelos tropicales. Instituto Nacional de Ecología. México, D. F. pp: 29-52.*
- Takahashi, K., H., N. Tuno, and T. Kagaya. 2005. Abundance of mycophagous arthropods present on different species of fungi in relation to resource abundance at different spatial scales. *Eur. J. Entomol.* 102: 39-46.
- Takemoto, T., T. Nakajima, and R. Sakuma. 1964. Isolation of a flycidal constituent "Ibotenic acid" from *Amanita muscaria* and *A. pantherina*. *J. Pharm. Soc. Jpn.* 84:1233-1244.
- Thomas, C., A. 1939. The animals associated with edible fungi. *J. New York Entomol. S.* 1: 11-37.
- Tulloss, R. E. 2015. Studies in the Amanitaceae. <http://www.amanitaceae.org>. 10 de diciembre de 2015.
- Tulloss, R., E. 1994. Type studies in *Amanita* section *Vaginatae* I: Some taxa described in this Century (studies 1-23) with notes on description of spores and refractive hyphae in *Amanita*. *Mycotaxon* 52: 305-396.
- Veneault-Fourrey, C. and F. Martin. 2013. New Insights into Ectomycorrhizal Symbiosis Evolution and Function. *In: Kempken, F. (ed). Agricultural Applications, 2nd Edition. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp: 273-278 p.*
- Verhoef, H., A., and J. E. Prast. 1989. Effects of dehydration on osmotic and ionic regulation in *Orchesella cincta* (L.) and *Tomocerus minor* (Lubbock) (Collembola) and the role of the coelomoduct kidneys. *Comp. Biochem. Phys.* A. 93: 691-694.

- Vogt, K., A., J. Bloomfield, J. F. Ammirati, and S. R. Ammirati. 1992. Sporocarp production by Basidiomycetes, with emphasis on forest ecosystems. *In*: Carroll, G., C., and D.T. Wicklow (eds). The fungal community. Deckker, New York. pp: 563-581.
- Von Reumont, B., M., R. A. Jenner, M. A. Wills, E. Dell'ampio, G. Pass G, I. Ebersberger, B. Meyer, S. Koenemann, T. M. Iliffe, A. Stamatakis, O. Niehuis, K. Meusemann, and B. Misof. 2012. Pancrustacean phylogeny in the light of new phylogenomic data: support for Remipedia as the sister group of Hexapoda. *Mol. Biol. Evol.* 29: 1031-45.
- Von Tschirnhaus, M., and C. Hoffeins. 2009. Fossil flies in Baltic amber—insights in the diversity of Tertiary Acalypterae (Diptera, Schizophora), with new morphological characters and a key based on 1,000 collected inclusions. *Denisia* 26: 171-212.
- Wallwork, J., A. 1970. Ecology of Soil Animals. McGraw-Hill, London. 283 p.
- Walter, D., E. 1988. Predation and mycophagy by endeostigmatid mites (Acariformes: Prostigmata). *Exp. Appl. Acarol.* 4: 159-166.
- Walter, D., E. and H. Proctor C. 2013. Mites: ecology, evolution, and behaviour. 2a. ed. Springer Dordrecht Press. 494 p.
- Walter, D., E., and E. K. Ikonen. 1989. Species, guilds, and functional groups: taxonomy and behavior in nematophagous arthropods. *J. Nematol.* 21: 315-327.
- Walter, D., E., and G. W. Krantz. 2009. Collecting, Rearing, and Preparing Specimens. *In*: Krantz, G. W., and D. E. Walter (eds). A Manual of Acarology. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. pp: 83-96.
- Walter, D., E., and H. C. Proctor. 1998. Predatory mites in tropical Australia: Local species richness and complementarity. *Biotropica* 30: 72-81.

- Walter, D., E., E. E. Lindquist, I. M. Smith, D. R. Cook, and G. W. Krantz. 2009. Order Trombidiformes. In: Krantz, G., W., and D. E. Walter (eds). A Manual of Acarology. Third edition. Texas Tech University Press, Lubbock. pp: 233-420.
- Walter, D., E., S. Bolton, and M. Uusitalo. 2011. Suborder Endeostigmata Reuter, 1909. In: Zhang, Z., Q. (ed). Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa 3148: 129-138.
- Wang, D., G. Jinming, F. Juntao, and Z. Xing. 2010. Insecticidal activity of chemical components from *Ramaria eryuanensis*. Plant Prot. 36: 110-112.
- Wang, M., V. Triguéros, L. Paquereau, L. Chavant, and D. Fournier. 2002. Proteins as active compounds involved in insecticidal activity of mushroom fruiting bodies. J. Econ. Entomol. 93: 603-607.
- Wardle, D., A., and O. Zackrisson. 2005. Effects of species and functional group loss on island ecosystem properties. Nature 435: 806-810.
- Watling, R. 1997. The business of fructification. Nature 385: 299-300.
- WRB. 2007. Base Referencial Mundial del Recurso Suelo. Primera actualización 2007. Informes sobre Recursos Mundiales de Suelos No. 103. FAO, Roma. 117 p.
- Xiong, Y., Y. Gao, W. Y. Yin, and Y. X. Luan. 2008. Molecular phylogeny of Collembola inferred from ribosomal RNA genes. Mol. Phylogenet. Evol. 49: 728-735.
- Yamashita, S., and N. Hijii. 2003. Effects of mushroom size on the structure of a mycophagous arthropod community: comparison between infracommunities with different types of resource utilization. Ecol. Res. 18: 131-143.
- Yen, A., L. 2009. Edible insects: traditional knowledge or western phobia?. Entomol. Res. 39: 289-298.

Zeische, T., M., and M. Roth. 2008. Influence of environmental parameters on small-scale distribution of soil-dwelling spiders in forests: what makes the difference, tree species or microhabitat?. *For. Ecol. Manag.* 255: 738-752.

Zhang, Z. Q., Q. H. Fan, V. Pesic, H. Smit, A. V. Bochkov, A. A. Khaustov, A. Baker, A. Wohltmann, T. Wen, J. W. Amrine, P. Beron, J. Lin, G. Gabrys y R. Husband. 2011. Order Trombidiformes Reuter, 1909. *In: Zhang, Z., Q. (ed). Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa* 3148: 129-138.

Zhang, Z., Q. 2011. Phylum Arthropoda von Siebold, 1848. *In: Zhang, Z., Q. (ed). Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa* 3148: 99-103.

CAPITULO VI

CONCLUSIONES GENERALES

El presente trabajo documenta la importancia biocultural y ecológica del recurso micológico en comunidades de la Mixteca Oaxaqueña. Adicionalmente, proporciona información del potencial biotecnológico de la inoculación de árboles de importancia forestal en dicha región y se contribuye al conocimiento ecológico básico de la interacción entre mesofauna edáfica y hongos comestibles ectomicorrízicos.

Se documenta por primera ocasión, en terminos morfológicos y moleculares, la caracterización de los morfotipos de la ectomicorriza y el efecto de la inoculación del hongo comestible ectomicorrízico *L. trichodermophora* en las especies *P. oaxacana* y *Q. castanea*. Las plantas inoculadas presentaron un alto porcentaje de colonización por *L. trichodermophora*, así como incrementos conspicuos en biomasa de parte aérea, raíz y contenido de macro y micronutrientes, respecto a las plantas no inoculadas. En general, *L. trichodermophora* fue eficiente en la movilización de nutrientes a la parte aérea y raíz de *P. oaxacana* y *Q. castanea*. Debido a los altos porcentajes de colonización y efecto benéfico registrado, se considera que el HEC comestible *L. trichodermophora* tiene potencial para su uso como fuente de inóculo en los programas de producción de planta forestal de *P. oaxacana* y *Q. castanea* en México.

De igual forma, constituye el primer estudio etnomicológico en el grupo Mixteco. El conocimiento tradicional de los hongos en las comunidades de estudio

es de gran exactitud, desde la perspectiva taxonómica y ecológica occidental. A pesar de los fuertes procesos de transculturación existentes y la migración en la región, existe capacidad de recuperación de conocimientos locales, el conocimiento etnomicológico tradicional es dinámico y pervive entre los mixtecos.

En lo que respecta a la contribución del conocimiento ecológico, se documenta la relación entre la mesofauna edáfica con los HEC de la región de estudio. La presencia de la mesofauna en los HEC es un indicador de las interacciones mesofauna-hongos ectomicorrízicos que se llevan a cabo en el bosque de *Q. magnoliifolia*. Los Collembola, del orden Poduromorpha, prefieren habitar y alimentarse de HEC en comparación con ácaros y Collembola del orden Entomobryomorpha. Los Collembola, del orden Poduromorpha, al parecer son más tolerantes a los compuestos tóxicos que se presentan en especies del género *Russula* y *Lactarius*. Los ácaros del orden Oribatida son los que hicieron la diferencia entre la riqueza de órdenes y subórdenes presentes en los HEC. La especie *Russula mexicana* predominó en toda la estación de lluvias y en todos los sitios de muestreo y además fue la más preferida y con mayor diversidad de mesofauna edáfica. Las especies con menor abundancia de mesofauna edáfica, como *Cantharellus cibarius* s.l. y *Amanita* sect. *caesarea*, son las especies con mayor potencial para su aprovechamiento y comercialización, debido a que podrían cumplir con las normas sanitarias de exportación.

En este marco, el uso y la gestión sostenible de los hongos silvestres podría ser una alternativa para el desarrollo integral local, solo si la cosmovisión Mixteca se incorpora en los programas regionales. Las especies de hongos silvestres

ectomicorrízicas representan una importante fuente potencial para la inoculación biotecnológica exitosa de especies forestales de relevancia económica. Sin embargo, es fundamental la conservación de los ecosistemas forestales y su microbioma edáfica, ya que intervienen en procesos vitales para su funcionamiento.