



Revisión del género *Tuber* (Tuberaceae: Pezizales) de México

Revision of the genus *Tuber* (Tuberaceae: Pezizales) from Mexico

Gonzalo Guevara^{1✉}, Gregory Bonito² y Efrén Cázares³

¹Instituto Tecnológico de Cd. Victoria. Av. E. Portes Gil 1301 Pte., 87010 Cd. Victoria, Tamaulipas, México.

²Department of Biology, Duke University, Durham, North Carolina 27708. USA.

³Department of Forest Ecosystems and Society, Richardson Hall, Oregon State University, Corvallis, Oregon 97331-5752. USA.

✉ guevaragg@hotmail.com

Resumen. Las especies del género *Tuber* han recibido escasa atención taxonómica en México, a pesar de su gran importancia ecológica y económica. A la fecha, 10 especies han sido descritas para el país. En este estudio se describen por primera vez para la micobiota Mexicana a *Tuber canaliculatum*, *T. gibbosum* y *T. malacodermum*. Las especies fueron determinadas por una combinación de características principalmente morfológicas y ecológicas. Así mismo, se presenta una clave dicotómica de las especies conocidas y descritas para México.

Palabras clave: *Abies religiosa*, trufas, hongos hipogeos, taxonomía, secotioides, nuevos registros.

Abstract. Species in the genus *Tuber* have received little taxonomic attention in Mexico, despite its great ecological and economic importance. Only 10 species have been described for Mexico. In this study, *Tuber canaliculatum*, *T. gibbosum*, and *T. malacodermum* are described for the first time for the Mexican mycobiota. These species are distinguished by a combination of morphological and ecological characteristics. Illustrations and a dichotomic key are presented for the known described species from Mexico.

Key words: *Abies religiosa*, truffle, hypogeous fungi, taxonomy, sequestrate, new records

Introducción

Originalmente todas las verdaderas trufas eran consideradas en el Orden Tuberales (Gilkey, 1916) hasta que su validez fue cuestionada por Trappe (1979). Recientes análisis moleculares muestran que las trufas corresponden al menos a 5 o 6 linajes independientes, dentro del Orden Pezizales y están representadas en 55 géneros, de los cuáles sólo 5 pertenecen a la Familia Tuberaceae (*Tuber*, *Choiromyces*, *Dingleya*, *Labyrinthomyces* y *Reddellomyces*) (O'Donnell et al., 1997; Læssøe y Hansen, 2007).

El género *Tuber* fue acuñado por P. Micheli en 1729 siendo la especie tipo *T. brumale* Vittad. (Vittadini, 1831; Montecchi y Sarasini, 2000). Las especies del género *Tuber*, son de importancia ecológica y económica (Moreno-Arroyo et al., 2005; Mello et al., 2006; Tedersoo et al., 2006; Læssøe y Hansen, 2007; Trappe et al., 2009). Crecen en asociación simbiótica micorrízica con árboles de gimnospermas y angiospermas incluyendo varias especies de orquídeas (Wurzburger et al., 2001; Bidartondo et al., 2004; Walker et al., 2005; Shefferson et al., 2008).

Además, sus especies forman parte de la dieta de pequeños mamíferos roedores, así como de venados, osos, jabalíes y de invertebrados, como insectos y caracoles, entre otros dispersores importantes para la diseminación de sus propágulos (McGraw et al., 2002; Hochberg et al., 2003; Maser et al., 2008).

Regularmente las especies del género *Tuber* son económicamente importantes porque algunas de ellas han sido cultivadas para consumo humano (e.g. *Tuber borchii* Vittad., *T. melanosporum* Vittad., entre otras) y esta actividad se ha convertido en la base de una industria multimillonaria, principalmente en Europa pero no existe en México (Palenzona et al., 1972; Mischiati y Fontana, 1993; Moreno-Arroyo et al., 2005; Paolocci et al., 2006; Guevara et al., 2008; Trappe et al., 2009).

Kirk et al. (2008) mencionan que se conocen 86 especies del género *Tuber* en el mundo. Más de 60 especies de *Tuber* han sido descritas principalmente de los bosques templados del oeste de EUA (Trappe et al., 2009). Para México, hasta antes de la presente investigación, sólo habían sido citadas 10 especies (Cuadro 1). A pesar de la alta diversidad de hongos macromicetos que se estima existen en México, las especies de *Tuber* citadas para el país representan sólo el 16% de las descritas para E.U (Trappe y Guzmán, 1971; Garza et al., 1985; Cázares et

Cuadro 1. Especies de *Tuber* conocidas y descritas para México

<i>Especie</i>	<i>Localidad</i>	<i>Referencia</i>
<i>Tuber canaliculatum</i> Gilkey	Nuevo León	*
<i>Tuber castilloi</i> Guevara, Bonito y Trappe	Nuevo León, Tamaulipas	Guevara et al., 2012
<i>Tuber gardneri</i> Gilkey (como <i>T. murinum</i> Hesse)	Coahuila, México, Morelos y Nuevo León	Trappe y Guzmán 1971; Cázares et al., 1992
<i>Tuber gibbosum</i> Harkn.	Estado de México	*
<i>Tuber guevarai</i> Bonito y Trappe	Tamaulipas	Guevara et al., 2012
<i>Tuber guzmanii</i> Trappe y Cázares	Morelos	Trappe y Cázares 2006
<i>Tuber lyonii</i> Butters (como <i>T. rufum</i> var. <i>nitidum</i> (Vitt.) Fisher o <i>T. candidum</i> Harkn)	Nuevo León, Tamaulipas	Cázares et al., 1992; Garza et al., 1985; Trappe y Cázares 2006; García y Guevara 2005
<i>Tuber maculatum</i> Vitt.	Nuevo León	Cázares et al., 1992
<i>Tuber malacodermum</i> Fisher	Nuevo León	*
<i>Tuber mexiusanum</i> Guevara, Bonito y Cázares	Coahuila, Tamaulipas	Guevara et al., 2012
<i>Tuber miquihuanense</i> Guevara, Bonito y Cázares	Tamaulipas	Guevara et al., 2012
<i>Tuber regimontanum</i> Guevara, Bonito y Rodríguez	Nuevo León	Guevara et al., 2008
<i>Tuber separans</i> Gilkey	Nuevo León	Cázares et al., 1992

*Este artículo.

al., 1992; Trappe et al., 1996; García y Guevara, 2005; Trappe y Cázares, 2006; Guevara et al., 2008; Guevara et al., 2012).

La taxonomía de las trufas es particularmente difícil debido a la delimitación de las especies dentro de los grupos (Halász et al., 2005; Bonito et al., 2010a). Sus características morfológicas en muchos casos son confusas, por su variación debido a factores edáficos y ambientales, así como genéticos. En estos casos los datos ecológicos y los análisis moleculares pueden dar información complementaria sobre su ubicación taxonómica, sin embargo, no siempre es sencillo.

Existe una gran controversia acerca de la posición taxonómica y filogenética de algunas de las especies recientemente colectadas en México y EUA, y sobre la aplicación de nombres de especies que fueron descritas de Europa a especies que prosperan en Norteamérica (Harkness, 1899; Gilkey, 1954; Trappe, 1979; Trappe y Cázares, 2000). Recientemente, algunos análisis moleculares de las especies de *Tuber* demostraron que ejemplares del noreste, centro y sur de México son genéticamente diversos (Bonito et al., 2010a; Guevara et al., 2012).

En esta investigación, *Tuber canaliculatum* Gilkey, *T. gibbosum* Harkn. y *T. malacodermum* E. Fisch., son descritas por primera vez para la micobiota mexicana.

Se utilizaron características morfológicas y aspectos ecológicos para distinguir estas especies. Esta revisión tiene como objetivo contribuir al conocimiento de la biodiversidad, ecología y biogeografía de las especies del género *Tuber* de México. En el presente trabajo se hace una descripción completa de las 3 especies anteriormente mencionadas, se proporcionan comentarios taxonómicos de las especies previamente citadas para el país y una clave taxonómica para la determinación de las 13 especies de *Tuber* que se reconocen para México.

Materiales y métodos

Recolección de ejemplares. En esta investigación se estudiaron más de 100 ascomas de *Tuber* spp., la mayoría se recolectó recientemente (en el otoño de 2008, 2009 y 2010) y otros son especímenes que ya se encontraban depositados en los herbarios de OSC y del ITCV (<http://www.nybg.org/bsci/ih/ih.html>). Los ejemplares recolectados proceden de la sierra Madre Oriental de Tamaulipas (El Diente, sierra de San Carlos, San José y La Joya de Gómez Farías, Miquihuaná), Nuevo León (montaña de Chipinque, Santa Catarina, Puerto Genovevo, Santiago), Coahuila (La Siberia, Arteaga), Veracruz (Cofre de Perote). Además de la sierra Madre Occidental, Jalisco (Parque Nacional La

Primavera, volcán Tequila) y algunas localidades del centro de México (Puebla, Tlaxcala, Estado de México). Los ecosistemas forestales dominantes en donde se recolectó, fueron principalmente bosques mixtos de encino-pino y abeto. Todos los especímenes fueron herborizados y preservados siguiendo las recomendaciones de Castellano et al. (1989). Posteriormente fueron depositados en el Herbario José Castillo Tovar (ITCV) con duplicados en los herbarios de Oregon State University (OSC), Universidad de Duke (DUKE) y Fungal Biodiversity Centre (CBS), Holanda.

Observaciones morfológicas. Para la determinación taxonómica se siguieron los métodos de Gilkey (1916, 1939, 1954), Pegler et al. (1993) y Montecchi y Sarasini (2000), entre otros. Los cortes a mano fueron montados

en KOH 5%, agua y reactivo de Melzer. Las estructuras microscópicas de los especímenes se midieron y se fotografiaron en un microscopio compuesto marca Carl Zeiss (Axistar) y en un estereoscopio de la misma marca con una cámara Canon Power Shot G5.

Descripciones

Tuber canaliculatum Gilkey, Mycologia 12 (2): 99, 1920

Figs. 1a-d

Ascoma de $32 \times 28 \times 22$ mm, globoso a irregular, ligeramente lobado, sólido y muy quebradizo. Peridio de 0.5 mm de ancho, café rojizo, naranja rojizo a color ladrillo, desprendible parcialmente, con verrugas piramidales de

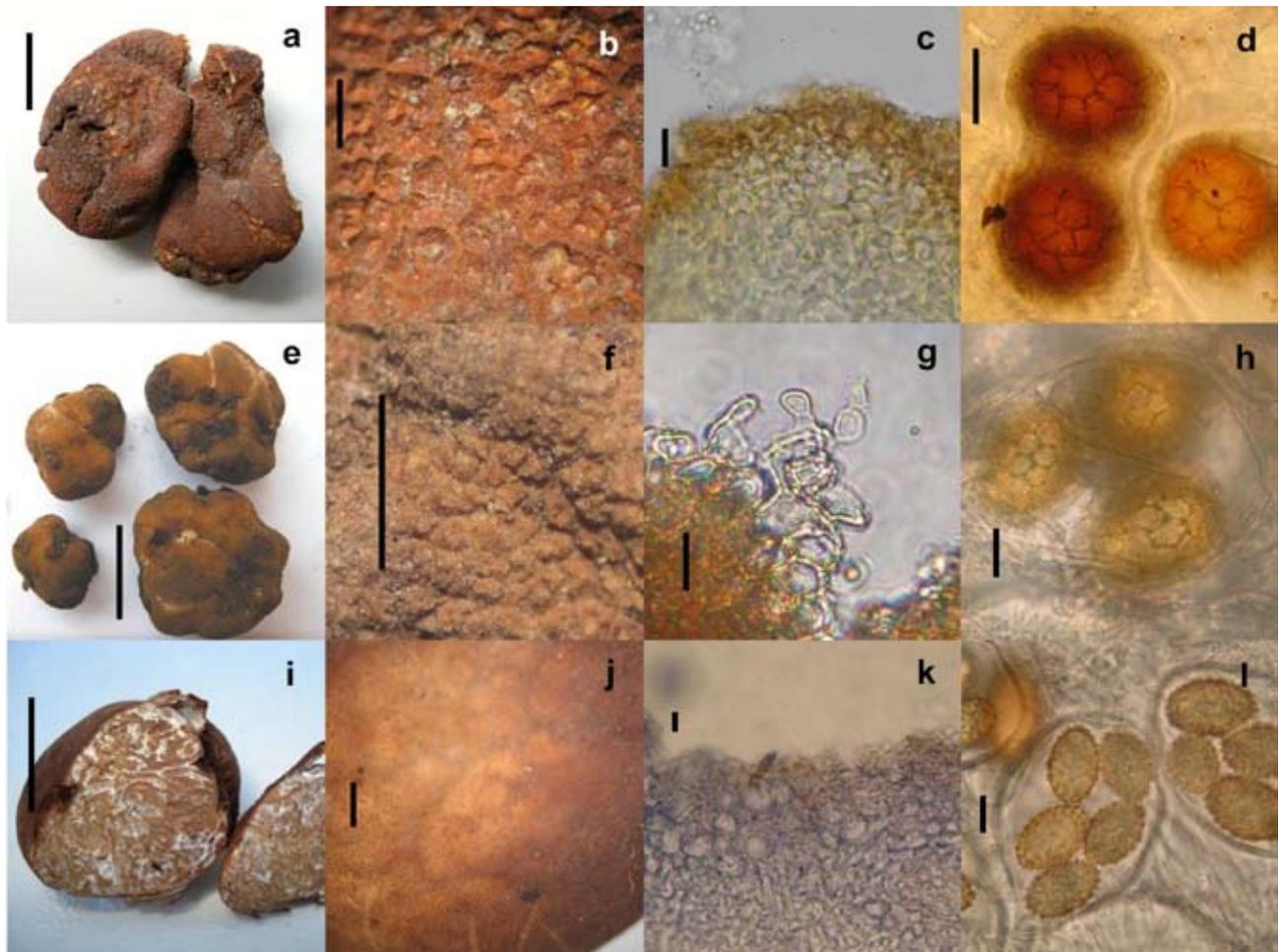


Figura 1. *Tuber canaliculatum*: a, ascoma (barra= 1 cm); b, peridio (barra= 1 mm); c, epicutis pseudoparenquimatoso (barra= 10 µm); d, ascosporas en asca (barra= 20 µm). *Tuber gibbosum*: e, ascomas (barra= 1 cm); f, peridio (barra= 1 mm); g, cistidios versiformes con pared celular irregular (barra= 10 µm); h, ascosporas en ascas (barra= 15 µm). *Tuber malacodermum*: i, ascoma (barra= 1 cm); j, peridio (barra= 1 mm); k, epicutis pseudoparenquimatoso (barra= 20 µm); l, ascosporas en asca (barra= 10 µm).

varios tamaños en todo el ascoma, escamas angulares o papilas (de 1-2 papilas por mm.) con puntas redondas o planas, con surcos no profundos hacia la base, negativo con el KOH. Gleba sólida, café a café oscuro o negrusca, con venas blancas a crema, marmoleada. Olor a nuez, sabor no registrado.

Peridio de 500-1 500 μm de grosor. Capa más externa (epicutis) pseudoparenquimatosa de 600-1 500 μm de ancho, hifas de 3-16 μm diam. angulares o isodiamétricas, café rojizo a café oscuro, pared gruesa (2-4 μm), en algunas áreas con hifas postrada y entrelazadas (prosénquima), de pared gruesa, café oscuro en KOH, con algunas hifas claviformes aisladas de 4-5 μm de ancho, presentes entre las verrugas. Capa interna (subcutis) de 100-250 μm de ancho, fácilmente distinguible de la capa externa, hifas de 2-4 μm de ancho al septo, hialinas en KOH. Venas formadas por hifas entrelazadas hialinas de 2-4 μm de ancho al septo, de pared delgada. Ascias de 75-125 \times 75-110 μm . piriformes a ampliamente elipsoides, con o sin un pequeño pedicelo, ascias biesporadas más anchas que largas, de pared gruesa (2 μm), con 1, 2 y 3 ascosporas por asca. Ascosporas de 30-62 \times 30-52 μm sin ornamentación, alvéolos de 5-11 μm de longitud, ascosporas muy maduras con una subreticulación presente, globosas, subglobosas a ampliamente elipsoides de 3-5 alveolos a lo largo de la longitud de la ascospora, 3-4 transversal, 1 ascospora en una asca miden de 50-62 \times 45-52 μm (Q= 1.1.1.3), con 2 de 32-44 \times 32-41 μm (Q= 1.0- 1.1), con 3 de 30-35 \times 30-34 μm (Q= 1.0-1.0), naranja rojizo, café rojizo a café oscuro en KOH.

Resumen taxonómico. Nuevo León: camino a El Diente, municipio de Santa Catarina, hipogeo, solitario, en bosque de pino-encino, 13 septiembre 1981, R. Valenzuela 149 (ENCB) (duplicado ITCV y OSU).

Comentarios taxonómicos. Esta especie puede ser reconocida por presentar 2 ascosporas por asca y por el color café o anaranjado rojizo del peridio y con escamas piramidales angulares. Concuerda macroscópicamente con la descrita por Gilkey (1939) y Trappe et al. (2007) salvo el tamaño de las ascosporas ligeramente más grandes de 48-72 \times 40-52. *Tuber canaliculatum* es similar a *T. linsdalei* Gilkey, pero esta última tiene un peridio café a café grisáceo y escamas más pequeñas; también es afín a *T. irradians* Gilkey y *T. murinum* R. Hesse, pero ambas especies presentan ascoma café grisáceo y ascosporas elipsoides con 5-14 alveolos a lo largo de la ascospora (Trappe, com pers.). El ejemplar "R. Valenzuela 149" fue citado por Castillo (1987) para el estado de Nuevo León como *Tuber* sp.

Tuber castilloi Guevara, Bonito y Trappe, Mycologia (doi 10.3852/12-087), 2012

Resumen taxonómico. Nuevo León: localidad cañón de Puerto Genovevo, municipio de Santiago, hipogeo, solitario, bajo *Quercus rysophylla* en bosquemixto de pino-encino, 25 Junio 1985, E. Cázares 149 (ITCV holotipo, OSC 130902 isotipo). E. Cázares 142 (ITCV Paratipo). Tamaulipas: localidad sierra de San Carlos, municipio de San Carlos, 8 Junio 1985, J. García 4739 (ITCV).

Comentarios taxonómicos. *Tuber castilloi* es parecido a *T. guevarai* por el color amarillo crema a café claro de sus ascomas y por la estructura del peridio, pero *T. guevarai* tiene ascosporas más pequeñas, de 36-55 \times 28-42 μm (Q= 1.2-1.3), mientras que en *T. castilloi* son de 27-63 \times 20-40 μm (Q= 1.4-2.3), y por presentar de 10-12 finas papilas o verrugas por mm en el peridio (Guevara et al., 2012). *Tuber castilloi* también tiene dermatocistidios, como algunas especies europeas, tales como *T. puberulum* Berk. y Br., *T. rapaeodorum* Tul. y C. Tul. y *T. borchii* Vittad., pero en *T. castilloi* el rango de tamaño varía de 27-42 \times 3-4 μm , mientras que en las especies europeas miden de 60-110 \times 4-9 μm para *T. puberulum*, y entre 35-80 \times 3-5 μm para ambas *T. rapaeodorum* y *T. borchii* (Lange, 1956; Pegler et al., 1993). Un análisis molecular ubica a *T. castilloi* dentro del clado Maculatum junto con *T. guevarai*. La variación interespecífica entre estas 2 especies es > 2.6%, y la variación intraespecífica en *T. castilloi* es < 1.0%. La base de datos de las secuencias génicas de las ectomicorrizas provenientes de la localidad tipo confirma que *T. castilloi* forma ectomicorriza con diferentes especies de *Quercus* (Guevara et al., 2012).

Tuber gardneri Gilkey [= 'gardnerii'], Univ. Calif. Publ. Bot. 6 (11): 317, 1916

Resumen taxonómico. Coahuila: localidad cerro del Mercado, municipio de Castaños, hipogeo, solitario a gregario bajo *Quercus* sp. en bosque de encino, 17 mayo 1981, García 3004 (ITCV). Nuevo León: Santiago, El Cercado, 19 marzo 1983, Moreno 1 (ITCV).

Comentarios taxonómicos: Los especímenes García 3004 (ITCV) y Moreno 1 (ITCV) fueron citados por Cázares et al. (1992) como *T. murinum*; sin embargo, esta especie es sólo de distribución europea (Trappe et al., 2006). También Trappe y Guzmán (1971) citaron a *T. murinum* para México, pero como comentan Trappe y Cázares (2006), *T. gardneri* es el nombre correcto para los ejemplares americanos. *Tuber gardneri* puede ser reconocida por su tamaño pequeño, peridio de color café amarillento, finamente verrucoso, ascosporas con hasta 14 alveolos a lo largo de la ascospora y ascas con pared celular muy gruesa.

Tuber gibbosum Harkn., Proc. Calif. Acad. Sci., Ser. 3, 1: 273, 1899

Figs. 1e-h

Ascoma de 5-23 × 4-16 × 3-11 mm, subterráneo, subgloboso, irregular, lobado o giboso, amarillo crema, café naranja, café rojizo cambiando a café oscuro con el trato, finamente verrucoso o granuloso con 5-8 verrugas por 1 mm, sólido, frágil, seco, sésil. Peridio no desprendible de < 0.5 mm de ancho, con una o varias fisuras basales de color blanco a crema, los surcos o depresiones se continúan hacia dentro de las venas en la gleba. Negativo en KOH. Gleba marmoleada, blanca a gris, venas blancas, algunas venas terminando en el peridio. Olor fúngico o similar a papas crudas, sabor no registrado.

Peridio de 110-350 µm de ancho. Capa externa (epicutis) pseudoparenquimatosa de 62-250 µm de ancho, hifas de 5-30 µm diámetro, versiformes, angulares o isodiamétricas, en otras áreas las hifas están arregladas perpendicularmente al epicutis, hialinas a café rojizo en masa en KOH, de pared gruesa (2 µm). Pelos hifales versiformes, cistidios de 53-97 × 4-5 µm a la base, atenuándose hacia la punta, algunas con septos, solitarias o en grupos, quebradizas, de pared delgada, hialinas en KOH. Otras hifas erectas claviformes, cilíndricas, o sinuadas, con el grosor de la pared celular irregular dando la apariencia de nudos o espinas. Otras hifas globosas o constrictas que emergen de hifas isodiamétricas de 3-10 µm de ancho. Capa interna (subcutis) de 50-225 µm de ancho, postradas y entrelazadas, gradualmente mezclándose hacia la gleba, hialinas en KOH y azul de tripano, hifas de 2-5 µm de ancho al septo. Algunos especímenes inmaduros presentaban hifas vermiformes, postradas, cilíndricas a lo largo del subcutis, de pared gruesa. Venas formadas por hifas hialinas, entrelazadas, de pared delgada. Ascas de 62-95 × 57-77 µm, globosas, subglobosas a ampliamente elipsoides, sin pedicelo, hialinas en KOH, amarillentas a café claro en Melzer, pared delgada, (pared celular en ascas inmaduras hasta de 7.5 µm de grosor), 1-5 (- 6) ascosporas por asca. Ascosporas de 23-58 × 18-48 µm sin ornamentación, subgloboseas, globosas a ampliamente elipsoides, alveolos de 2-7 µm de longitud, con 7-10 alveolos a lo largo de la ascospora, 5-6 transversal. Tamaño de ascosporas en ascas con una ascospora es de 42-58 × 27-48 µm (Q= 1.1-1.5), con 2 de 25-52 × 23-40 µm (Q= 1.0-1.6), con 3 de 27-40 × 20-30 µm (Q= 1.0-1.4), con 4 de 23-38 × 18-28 µm (Q= 1.1-1.7), con 5 de 25-32 × 18-25 µm (Q= 1.0-1.3), amarillentas a café claro en KOH y reactivo de Melzer. Alveolos poligonales (4-6 lados), pared celular de 2-3 µm de grosor.

Resumen taxonómico. Estado de México: esta especie se conoce del noroeste de EUA y del Parque Nacional Nevado de Toluca, carretera Toluca-Temascaltepec, localidad La Puerta, asociada a abetos. Subterráneo, gregario en bosque de *Abies religiosa* Kunth Schltdl. et. Cham., a 3

065 m. 19°11. 66' N, 99°48. 53' O, 29 julio 2010, Guevara 1110 (ITCV), 11 julio 2008, Guevara 993 (ITCV). Suelo volcánico.

Comentarios taxonómicos. Esta especie se caracteriza por estar asociada primeramente con pináceas, además de presentar hifas en el epicutis con pared celular irregular. Nuestro material concuerda con Bonito et al. (2010c) quienes redescubrieron a *T. gibbosum* al estudiar su holotipo. Esta especie es muy similar a *T. castellanoi* G. Bonito y Trappe, pero esta última tiene ascosporas más pequeñas de 20-44 × 18-38 µm, cistidios ausentes en el peridio y asociada principalmente con *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, aunque también ha sido encontrada cerca de *Abies concolor* (Gord. et. Glend.) Lindl., *Pinus lambertiana* Dougl., *P. ponderosa* Laws. and *Quercus* spp. (Bonito et al., 2010c). Esta especie también es similar a *T. puberulum* Berk. y Broome y *T. rapaeodorum* Tul. y C. Tul., ambas de Europa pero la primera especie tiene cistidios más grandes de 60-110 × 4-9 µm mientras que la segunda más pequeños de 35-80 × 3-5 µm (Lange, 1956; Montecchi y Sarasini, 2000; Pegler et al., 1993).

Tuber guevarai Bonito y Trappe, Mycologia (doi 10.3852/12-087), 2012

Resumen taxonómico. Tamaulipas: localidad cerro El Diente, municipio de San Carlos, hipogeo, solitario, bajo *Quercus* sp., en bosque de encino, 8 Junio 1985, G. Guevara 180 (ITCV holotipo, OSC isotipo).

Comentarios taxonómicos. *Tuber guevarai* es parecido a *T. castilloi* (ver el apartado de **Comentarios taxonómicos** en *T. castilloi* para las diferencias). También es similar a las especies europeas *T. rapaeodorum* and *T. borchii* en la estructura peridial, pero *T. rapaeodorum* tiene dermatocistidios dispersos de 56-80 (-115) µm de largo y ascosporas globosas, mientras que *T. guevarai* tiene dermatocistidios de 20-60 × 2-4 µm de largo y ascosporas subglobosas a elipsoidales, y *T. borchii* también tiene dermatocistidios de 50-80 µm de largo (Lange 1956; Pegler et al., 1993; Mello et al., 2000; Halász et al., 2005; Guevara et al., 2012). Además, las ascosporas ampliamente elipsoides de *T. guevarai* distinguen esta especie de *T. californicum* Harkn. que tiene ascosporas globosas. Estudios moleculares ubican a *T. guevarai* dentro del grupo Maculatum y como especie hermana a *T. castilloi*. Las secuencias obtenidas de raíces micorrizadas provenientes de la localidad tipo confirman su asociación con *Quercus*.

Tuber guzmanii Trappe y Cázares International Journal of Medicinal Mushrooms 8 (3): 279, 2006

Figs. 1a, b; 2 a, b; 3, 4

Resumen taxonómico. Morelos: km 10 hacia el norte por

la carretera vieja Cuernavaca-México, hipogeo, solitario a gregario bajo *Quercus* sp., en bosque de encino-quercus y pino-encino, 12 septiembre 1972, J. Trappe 3474 (holotipo XAL, isotipo OSC 111942). Paratipo: J. Trappe 3480 y 3481 (XAL, MEXU, OSC 111943).

Comentarios taxonómicos. Esta especie es única por su gran diversidad en la forma de las ascas, presencia o ausencia de pedicelo, variación en su pared celular que se engrosa al madurar y por tener un gran amplio intervalo de tamaño y formas de las ascosporas (subglobosas a estrechamente elipsoides). Debido a esta última característica puede ser confundido con *T. besseyi* Gilkey, una especie de los bosques del noroeste de los EUA y Canadá (Trappe y Cázares, 2006), de la cual se diferencia porque ésta última tiene ascosporas estrechamente elipsoides que pueden medir hasta 18 µm más largas que anchas en ascas con una o 2 ascosporas. También es similar a *T. monticola* Harkn. (= *T. monticulum*), pero ésta presenta ascosporas en su mayoría subglobosas o globosas, que rara vez son más de 7 µm más largas que anchas.

Tuber lyonii Butters, Bot. Gaz. 35: 431, 1903 (= *Tuber texense* Heimsch, Mycologia 50: 657, 1958)

Resumen taxonómico. Nuevo León: municipio de Garza García, Chipinque, E. Cázares y J. García, 24 septiembre 1983 (ITCV como *Tuber rufum* var. *nitidum*, OSC58767, 58774); Santiago, camino Camotera-Potrero Redondo, E. Cázares 89, 17 septiembre 1983 (ITCV como *Tuber rufum* var. *nitidum*, OSC 58764); Santiago, cañón de Puerto Genovevo, E. Cázares, 8 octubre 1982, 17 octubre 1982, 13 noviembre 1982, J. García, 23 octubre 1983 (ITCV como *Tuber rufum* var. *nitidum*, OSC 58758, 58759, 58760, 58761, 58762); Santiago, cañón del Tejocote, E. Cázares, 16 septiembre 1983 (ITCV como *Tuber rufum* var. *nitidum*, OSC 58766); Santiago Col. Los Pescadores, E. Cázares, 8 octubre 1983 (ITCV *Tuber rufum* var. *nitidum*, OSC 58763); Santiago, El Barro, J. García, 27 noviembre 1983 (UNL y ITCV como *Tuber rufum* var. *nitidum*, OSC 58771, 58772); Santiago El Cercado, J. García, 8 octubre 1983 (ITCV como *Tuber rufum* var. *nitidum*, 58773); El Ranchito, J. García, 14 septiembre 1983 (ITCV como *Tuber rufum* var. *nitidum*, OSC 58768, 58769, 58770); Tamaulipas: Cd. Victoria, El Madroño, J. García, 20 octubre 1988, (ITCV como *Tuber rufum* var. *nitidum*, OSC 58776); La Palma, Carr. Cd. Victoria-Soto La Marina, J. García, 22 octubre 1984 (ITCV como *Tuber rufum* var. *nitidum*, OSC 58775). Subterráneo, gregario en bosque de encino a 900-1 450 m.

Comentarios taxonómicos. Esta especie fue descrita para el noreste de México como *Tuber rufum* var. *nitidum* por Cázares et al. (1992); sin embargo, Trappe et al. (1996) estudiaron el holotipo de *T. lyonii*, así como recolectas de

T. texense Heimsch, material mexicano y canadiense, y concluyeron que *T. lyonii* es sinónimo de *T. texense* al igual que las recolectas mexicanas y canadienses, por lo que es una especie de amplia distribución. *Tuber lyonii* es muy parecida a *T. malacodermum* pero esta última se diferencia por el tamaño de las células pseudoparenquimatosas del peridio que miden de 10-25 (-70) µm de ancho mientras que en *T. lyonii* miden de 6-10 µm. También es similar a *T. spinoreticulatum* Uecker y Burds. pero se diferencia porque esta última especie presenta la superficie del ascoma con escamas hasta 1 mm de ancho (Trappe et al., 1996).

Tuber maculatum Vittad., Monog. Tuberac. (Milano): 45, 1831

Resumen taxonómico. Nuevo León: Santiago, cañón de Puerto Genovevo, 23 octubre 1983, Patlán 1 (ITCV), hipogeo, solitario, bajo *Quercus rysophylla* Weath. en bosque de encino.

Comentarios taxonómicos. Esta especie fue descrita por primera vez para Norteamérica por Cázares et al. (1992) y posteriormente por Trappe y Cázares (2000). *Tuber maculatum* se caracteriza por presentar un epicutis prosenquimatoso compuesto principalmente de células postradas, alargadas de pared gruesa, paralelas a la superficie del peridio (Pegler et al., 1993; Trappe y Cázares 2000; Halasz et al., 2005). El concepto de *Tuber dryophilum* Tul. y Tul. de Gilkey, *T. australe* Spegazzini de Argentina y *T. clarei* Gilkey de Australia, resultaron ser *T. maculatum* (Trappe y Cázares 2000). Aunque *T. maculatum* ha sido citada recientemente de Norteamérica, fuera de su distribución original de Europa, Australia y Asia, algunos estudios moleculares recientes han demostrado que existen al menos 8 especies en el complejo (clado) maculatum y algunas son especies nuevas que están sólo presentes en Norteamérica (Trappe y Cázares, 2000, Bonito et al., 2010a).

Tuber malacodermum Fisher, Verh. Naturf. Ges. Basel 35: 49, fig. 9, 1923

Figs. 1 i-l

Ascoma de 15-20 × 7-17 × 7-15 mm, subgloboso a ovoide, rojizo, ferruginoso o café oscuro, sésil. Peridio liso en algunas áreas a finamente areolado, con pequeñas escamas (10-12 en 1 mm), seco. Peridio desprendible, sin dermatocistidios y con surcos claros a cafés. Gleba blanquecina, crema-grisáceo a café claro, marmoleada con venas blancas. Olor fúngico y sabor no registrado. Peridio de 750 µm de grosor, capa externa (epicutis) pseudoparenquimatoso de 50-150 µm de ancho, las células de 5-30 (-68) µm de ancho, versiformes a angulares o isodiamétricas, hialinas a café rojizo en KOH, las paredes hasta 5 µm de grosor. Capa interna (subcutis) de 88-

500 μm de ancho, bien delimitada del epicutis, hifas entrelazadas, hialinas de 4-6 μm ancho al septo. Venas de la gleba formada por hifas hialinas, entrelazadas de 2-7 μm de ancho al septo, pared delgada, algunas hifas infladas, entrelazadas y sinuadas. Ascas de 63-100 \times 36-55 μm incluyendo el pedicelo, ampliamente claviformes a subglobosas, hialinas en KOH, pared celular de 4 μm de grosor, amarillentas a cafés en reactivo de Melzer, con un pedicelo bifurcado, a veces constrictas y sinuadas a la base. Pared celular formada por 3 capas fácilmente visibles en KOH y azul de tripano.

Ascosporas elipsoides a ampliamente elipsoides; excluyendo la ornamentación. Tamaño de ascosporas en ascas con una ascospora miden de 28-40 \times 16-24 μm (Q= 1.3-2.0), con 2 ascosporas de 17-33 \times 14-20 μm (Q= 1.2-1.9), con 3 de 20-28 \times 14-18 μm (Q= 1.4-1.6), con 4 de 16-25 \times 13-17 μm (Q= 1.1-1.7), con 5 de 17-21 \times 13-17 μm (Q= 1.1-1.5), en muchas ascosporas las espinas esta conectadas por líneas basales que le dan la apariencia de subreticulación, espinas hasta 4 μm de alto, derechas o curvas, hialinas in KOH. Las ascosporas son amarillas o amarillo naranja a café rojizo en KOH y reactivo de Melzer, de pared gruesa.

Resumen taxonómico. Nuevo León: camino al Paraje del Oso, El Barro, municipio de Monterrey, hipogeo, gregario, en bosque de encino con *Quercus canbyi* Trel., *Q. polymorpha* Schltld. et Cham., *Q. laeta* Liebm. y *Arbutus xalapensis* Kunth., a 1 400 m, 6 agosto 2007, Guevara 908 (ITCV 908).

Comentarios taxonómicos. *Tuber malacodermum* es muy similar a *T. lyonii* pero difiere del primero en tener hifas isodiamétricas en el epicutis de 4-10 μm de diámetro. Esta especie es también similar a *T. spinoreticulatum* de EUA, pero se distingue en que esta última tiene la superficie del ascoma con escamas hasta 1 mm de ancho (Trappe et al., 1996). Actualmente, 3 especies de *Tuber* (*T. malacodermum*, *T. lyonii* y *T. spinoreticulatum*) tienen ascosporas equinuladas con las espinas conectadas por líneas bajas en la superficie de la ascospora formando un retículo parcial o completo.

Tuber mexiusanum Guevara, Bonito y Cázares, Mycologia (doi 10.3852/12-087), 2012

Resumen taxonómico. Tamaulipas: localidad cerro El Diente, municipio de San Carlos, hipogeo, solitario a gregario en bosque de encino con *Quercus canbyi*, *Q. rysophylla*, *Q. clivicola*, *Q. virginiana*, *Q. sartorii* *Q. polymorpha*, y *Arbutus xalapensis*, en suelo de origen volcánico con roca del cretácico, Guevara 181 (holotipo ITCV, isotipo OSC). Coahuila: localidad La Siberia, municipio de Arteaga, hipogeo, solitario, en bosque de coníferas con encinos, 30 Sept. 1983, García 3785 (ITCV

Paratipo, OSC). En EUA crece asociado con *Populus deltoides* Guevara s/n (ITCV).

Comentarios taxonómicos. Esta especie es cercanamente parecida a *T. guevarai* pero esta última tiene ascosporas más anchas de 18-55 \times 16-42 μm y de 10-12 finas verrugas por 1 mm en el peridio mientras que *T. mexiusanum* tiene ascosporas de 15-50 \times 12-36 μm y de 4-7 verrugas por mm. *Tuber mexiusanum* también es similar a *T. borchii*, *T. puberulum* y *T. rapaeodorum*, descritas de Europa, pero estas especies tienen dermatocistidios más grandes en un intervalo de 50-110 (-115) de largo (Lange, 1956; Pegler et al., 1993; Mello et al., 2000). Estudios moleculares ubican a *T. mexiusanum* dentro del clado *Maculatum* y especie hermana de un taxón no descrito de *Tuber* proveniente de raíces de una orquídea *Epipactis* sp. de Quebec, Canada (Bidartondo et al., 2004; Guevara et al., 2012). La variación interespecífica del ITS entre *T. mexiusanum* y *T. guevarai* es $> 2.1\%$. Las secuencias obtenidas de raíces micorrizadas recolectadas en México y EUA confirman que *T. mexiusanum* forma micorrizas con *Quercus* spp. y *Populus deltoides* de Tennessee y Carolina del Norte. *Tuber mexiusanum* tiene una amplia distribución geográfica y de hospederos (Guevara et al., 2012).

Tuber miquihuanense Guevara, Bonito y Cázares, Mycologia (doi 10.3852/12-087), 2012

Resumen taxonómico. Tamaulipas: localidad La Joya, municipio de Miquihua, hipogeo, solitario, en bosquemixto de pino-encino con *Quercus greggii*, *Quercus miquihuanensis*, *Arbutus xalapensis*, *Pinus montezumae* y *P. hartwegii* en suelo calcáreo a 3 025 m de altitud, 16 Sept. 2006, Guevara 885 (ITCV holotipo, isotipo OSC); San José, rancho El Cielo, municipio de Gómez Farías, solitario en bosque mesófilo de montaña a 1 450 m, 8 Julio 1984, García 4026 (ITCV Paratipo),

Comentarios taxonómicos. *Tuber miquihuanense* es similar a *T. canaliculatum* pero esta última especie tiene las ascosporas globosas y más largas de 48-72 \times 40-52 μm , mientras que *T. miquihuanense* tiene ascosporas 40-50 \times 30-39 μm . También es parecida a *T. irradians* Gilkey, por tener ambas especies células peridiales alineadas radialmente pero *T. irradians* difiere en tener ascosporas elipsoides de 40-56 \times 36-48 μm y de 1-3 ascosporas por asca (Gilkey 1939, 1954). Estudios moleculares ubican a *T. miquihuanense* como taxón hermano de una especie de Armenia (Badalyan et al., 2005; Guevara et al., 2012), determinado como *T. scruposum* Hesse. La colección de Armenia tiene ascosporas más pequeñas de 25-40 \times 20-25 μm y esta asociado principalmente con *Carpinus betulus*, *Tilia cordata* y *Fagus orientalis* (Badalyan et al., 2005). La variación interespecífica del ITS entre las 2 especies es de $> 2.6\%$ (Guevara et al., 2012).

Tuber regimontanum Guevara, Bonito y Rdz., Rev. Mex. Micol, 26: 17-20, figs.1-5, 2008

Resumen taxonómico. Nuevo León: sierra de Picachos, municipio de Higuera, hipogeo, gregario, bajo *Quercus polymorpha* en bosque de encino y a un lado de río intermitente, pH del suelo 8, 23 agosto 2007, geoposición 26°05.81' N, 99°56. 6' O, Guevara 909 (ITCV holotipo, isotipo OSU y Duke).

Comentarios taxonómicos. *Tuber regimontanum* es similar a la trufa negra europea *T. melanosporum* y a la especie asiática *T. indicum*, pero la especie europea tiene ascosporas de 28-32 × 16-21 µm de color café oscuro a negrozco mientras que la asiática tiene ascosporas de 20-35 (-40) × 15-30 (-35) µm, de color café claro, mientras que *T. regimontanum* tiene ascosporas de 33-55 (-62) × 23-31 µm (Montecchi y Sarasini, 2000; Rioussset et al., 2001, Guevara et al., 2008). Solamente se conoce de la localidad tipo.

Tuber separans Gilkey. Univ. Calif. Publ. Bot. 6 (11): 315, pl. 29, fig. 19, 916

Resumen taxonómico. Nuevo León: Santiago, cañón de

Puerto Genovevo, hipogeo, solitario, en bosque de encino bajo *Quercus rysophylla* Weath. a 1 400 m, 13 marzo 1983, Cázares 34 (ITCV, OSC).

Comentarios taxonómicos. Esta especie fue citada para México por Cázares et al. (1992). Se distingue por presentar en las hifas más externas del peridio pared celular hialinas y el subcutis no se diferencia de la gleba ambas compuestas de hifas de 3-5 µm de ancho. *Tuber separans* puede ser confundida con *T. irradians* pero esta última presenta las hifas del peridio con pared celular más oscuras (cafes) y el subcutis se diferencia bien de la gleba con hifas de 5-8 µm de ancho. Gilkey (1939) distingue *T. argenteum* Gilkey de *T. separans* por el número de alveolos y forma de la ascospora. En la primera especie el número de alveolos va de 9-10 a lo largo de la ascospora y de 8-9 a lo ancho, y las ascosporas algo elongadas mientras que la segunda especie presenta un número de alveolos variable y la forma de las ascosporas ampliamente elipsoides. Estudios moleculares recientes, con ascomas y raíces con ectomicorrizas de México, han demostrado que existen varias especies emparentadas con *T. separans* (Bonito et al., 2009 y 2010a).

Clave de las especies de *Tuber* reconocidas para México

- | | |
|--|-----------------------------|
| 1.- Ascosporas equinuladas | 2 |
| 1.- Ascosporas alveoladas | 4 |
| 2.- Peridio café oscuro a negro con verrugas piramidales | <i>T. regimontanum</i> |
| 2.- Peridio crema, café claro a café rojizo, liso a finamente areolado | 3 |
| 3.- Células del epicutis infladas y abundantes de 6-10 µm de diámetro | <i>T. lyonii</i> (complejo) |
| 3.- Células del epicutis infladas de 10-25 (-68) µm de diámetro | <i>T. malacodermum</i> |
| 4.- Peridio verrucoso con puntas, angulares o planas, café o rojo | 5 |
| 4.- Peridio no verrucoso, liso o con escamas redondeadas, amarillo a café rojizo | 6 |
| 5.-Epicutis de 600-1500 µm de ancho, ascosporas de 30-62 × 45-52 µm, globosas | <i>T. canaliculatum</i> |
| 5.- Epicutis de 110-360 µm de ancho, ascosporas de 20-50 × 20-39 µm, subglobosas | <i>T. miquihuanense</i> |
| 6.- Superficie del peridio glabro, sin cistidios en forma de punta | 7 |
| 6.-Superficie del peridio pubescente, con cistidios en forma de punta | 9 |
| 7- Epicutis prosenquimatoso | <i>T. maculatum</i> |
| 7- Epicutis pseudoparenquimatoso | 8 |
| 8.- Ascosporas de 27-68 × 22-50 µm sin ornamentación | <i>T. guzmanii</i> |
| 8.- Ascosporas de 28-48 × 24-30 µm | <i>T. gardneri</i> |
| 9.- Ascoma rojizo, giboso, cistidios con pared celular irregular, creciendo con <i>Abies religiosa</i> | <i>T. gibbosum</i> |
| 9.- Ascoma amarillo crema, no giboso, cistidios aciculiformes, creciendo con <i>Quercus</i> spp. | 10 |
| 10.- Células del peridio con paredes hialinas | <i>T. separans</i> |
| 10.- Células del peridio con paredes café rojizo | 11 |
| 11.- Ascosporas hasta 63 µm de largo, en ascas con una ascospora | <i>T. castilloi</i> |
| 11.- Ascosporas menos de 55 µm de largo | 12 |
| 12.- Peridio hasta 360 µm de grueso, 5-7 escamas/mm, células peridiales de hasta 38 µm de diámetro .. | <i>T. mexiusanum</i> |
| 12.- Peridio de ≤ 220 µm, 10-12 escamas /mm, células peridiales de hasta 30 µm de diámetro | <i>T. guevarai</i> |

Discusión

Las especies del género *Tuber* están distribuidas desde el norte hacia el centro y sur de México, a través de la sierra Madre Oriental, Occidental, Eje Neovolcánico y sierras sureñas de México. Su distribución va desde los estados de Tamaulipas, Nuevo León, Coahuila, Durango, Estado de México, Michoacán, Jalisco, Puebla, Tlaxcala, Veracruz hasta la sierra del Norte de Chiapas, y hacia el norte, su distribución continúa por las zonas boscosas templadas de EUA y Canadá (Bonito et al., 2010a). El género *Tuber* es el segundo grupo más común, en cuanto a número de recolectas se refiere, de los hongos hipogeos después del género *Hysterangium*. La especie de *Tuber* más común en el noreste de México es *T. lyonii*, que crece asociada con *Quercus* spp. mientras que las especies más raras son *T. guevarai* y *T. regimontanum*, pues solamente se conocen de la localidad tipo; *T. regimontanum* es al parecer, endémica de la sierra de Picachos. Con las 3 especies aquí tratadas el número de especies conocidas y descritas para México aumenta a 13, lo que equivale a un 21% con respecto a las conocidas para EUA. Sin embargo, de los 9 clados conocidos del género *Tuber* para el mundo, México (con las 13 especies citadas) tiene representantes en 6 de esos clados, lo que constituye un 66% (Bonito et al., y 2010a). Por ejemplo, *T. gibbosum*, especie asociada a *A. religiosa* endémica del centro de México, pertenece al clado /gibbosum, que comprende a un grupo de 4 especies asociadas solamente a coníferas (comúnmente *Pseudotsuga* spp.) de la región noroeste de EUA (Bonito et al., 2010c) (Figs. 1e-h). *Tuber regimontanum*, una trufa similar a la trufa negra europea, se agrupa molecularmente con *T. melanosporum* (Europa), *T. indicum* (China), *T. brumale* (Europa), *T. pseudoexcavatum* Y. Wang, G. Moreno, Rioussset, Manjon y G. Rioussset (China) en el clado /melanosporum. Junto con este clado, *T. lyonii* y *T. malacodermum*, también presentes en México, forman otro grupo en el clado /rufum junto con otras especies de ascosporas equinuladas (Bonito et al., 2010a, 2010b). Además, *T. canaliculatum* forma un pequeño grupo junto con *T. macrosporum* Vittad., en el clado /macrosporum (Bonito et al., 2010a). *Tuber maculatum*, *T. gardneri* junto con *T. castilloi*, *T. guevarai*, *T. mexiusanum* y *T. miquihuanense* se agrupan con *T. whetstonense* J. L. Frank, D. Southw. y Trappe, en el clado /maculatum (Bonito et al., 2009; 2010a; Guevara et al., 2012). Y por último, *T. guzmanii*, *T. separans* (y otras especies no descritas que están en estudio) se agrupan con otras taxones de Europa, America y China en el clado /puberulum, que es un grupo de trufas con ascosporas alveoladas (Bonito et al., 2010a, 2010c).

Por otra parte, la mayoría de los especímenes estudiados

tienen una preferencia por hospederos de angiospermas (*Quercus* spp., *Alnus* spp. y *Arbutus* sp.) y pocas con gimnospermas (*Pinus* spp., *Abies* spp. y *Pseudotsuga* sp.). Los ejemplares determinados como *T. malacodermum* fueron encontrados en bosque de encino con *Q. canbyi*, *Q. polymorpha*, *Q. laeta* y *A. xalapensis*, mientras que *T. canaliculatum* se recolectó en bosque mixto de pino-encino y *T. gibbosum* siempre fue encontrado asociado con *A. religiosa*. Esto concuerda con lo reportado por Bonito et al. (2010c), quienes reportan además como hospederos a otras especies de monocotiledóneas del género *Epipactis* y especies dicotiledóneas de *Quercus*, *Carya*, *Lithocarpus* y *Populus* asociadas a *Tuber* spp. *Tuber regimontanum* crece con *Q. polymorpha* en bosques de encino; *T. lyonii* siempre crece asociado con *Quercus* spp. principalmente, pero puede ser micorrízico de *Carya illinoensis* (Wangenh.) K. Koch; *C. ovata* (Mill.) K. Koch, *Crataegus* sp., *Tilia americana* L., *T. maculatum* se encuentra comúnmente bajo *Q. rysophylla* en bosques de encino, además de 4 familias y 6 géneros, Pinaceae (*Abies*, *Pinus*, *Pseudotsuga*), Betulaceae (*Corylus*), Fagaceae (*Quercus* spp.) y Salicaceae (*Populus* spp., *Salix*); *Tuber gardneri* crece en bosques de encino bajos *Quercus* sp.; *T. guzmanii* está asociado a los bosques mixtos de pino-encino y de *Quercus* subtropicales. *Tuber separans* está asociado a *Q. rysophylla* en bosques de encino. *Tuber castilloi* crece asociado a bosques de encino-pino, con *Arbutus xalapensis*, *Juglans* sp., *Pinus* spp., *Prunus* sp., *Quercus laceyi*, *Q. polymorpha*, *Q. rugosa* y *Q. rysophylla*. *Tuber miquihuanense* crece en bosques de pino-encino, con *Arbutus xalapensis*, *Pinus montezumae*, *P. hartwegii*, *Quercus gregii* y *Q. miquihuanensis* (especies endémicas); es la especie que crece a mayor altitud (3 021 m snm) junto con *T. gibbosum* (3065 msnm). *Tuber mexiusanum* y *T. guevarai* se recolectaron en bosques de México con los siguientes elementos florísticos, *Arbutus xalapensis*, *Quercus canbyi*, *Q. clivicola*, *Q. rysophylla*, *Q. sartorii*, *Q. virginiana* y coníferas, con *Pinus-Abies* y *Pseudotsuga*; en EUA, *T. mexiusanum* se asocia con *Populus deltoides* (Trappe y Guzmán, 1971; Cázares et al., 1992; Trappe et al., 1996; Trappe y Cázares, 2000, 2006; Guevara et al., 2008; Bonito et al., 2010c; Guevara et al., 2012).

Morfológicamente, las especies de *Tuber* descritas en el presente trabajo son parecidas a las europeas. Sin embargo, en los casos de *T. gibbosum* y *T. malacodermum*, los especímenes holotipo son de bosques naturales del noreste de EUA y Alemania respectivamente, los cuales son geográficamente distantes y ecológicamente diferentes de los sitios en México, por lo cual pensamos que es necesario un análisis del ADN detallado que incluya varios genes y mayor resolución para la corroboración de nuestras observaciones. Por último, sobre el origen del

género *Tuber*, Jeandroz et al. (2008) estimaron el tiempo de divergencia mediante un análisis de reloj molecular global, concluyendo que la radiación del género se inició hace 140 a 271 millones de años (dependiendo del gen analizado) y que el género se originó en Europa o estaba ampliamente disperso en Eurasia. También estimaron los tiempos de divergencia de los nodos principales dentro del género *Tuber*. Se identificaron 5 clados en el mundo (grupo /aestivum, /excavatum, /rufum, /melanosporum y /puberulum). Tres grupos están representados en Norteamérica, melanosporum, puberulum y rufum. Se calculó que el nodo basal más antiguo, el clado I grupo /aestivum, tiene una divergencia aproximada de 140 a 160 millones de años (ma). El clado II (/excavatum surgio hace 111 ma, clado III (/rufum) más 70 ma, clado IV (/melanosporum) emergió entre 25- 80 ma, mientras que el clado V es el más reciente y corresponde al grupo /puberulum con 65-53 millones de años aproximadamente. Además, señalaron que Asia podría haber sido una ruta migratoria terrestre a través del estrecho de Bering a Norteamérica de algunas especies del género *Tuber* (Jeandroz et al., 2008). Nuevos estudios morfológicos y moleculares de las trufas de Asia, deberán llenar el vacío en nuestro entendimiento sobre la taxonomía, biogeografía y ecología del género *Tuber*.

Agradecimientos

El primer autor agradece a la DGEST (Dirección General de Educación Superior Tecnológica, SES, PROMEP y CONACyT) por el apoyo económico para llevar a cabo esta investigación. Así mismo, se agradece a Ricardo Valenzuela-Garza (Instituto Politécnico Nacional), Fidel Landeros-Jaime (Universidad Autónoma de Querétaro), Rosario Medel-Ortiz (Universidad Veracruzana) y Santiago Chacón-Zapata (Instituto de Ecología, A. C.) por sus comentarios y sugerencias. A Gregory Bonito (Universidad de Duke) y James Trappe (Universidad Estatal de Oregon) por su apoyo en esta investigación.

Literatura citada

- Badalyan, R. A., M. Hovsepyan, M. Iotti y A. Zambonelli. 2005. *Flora Mediterranea* 15:683-692.
- Bidartondo, M. I., B. Burghardt, G. Gebauer, T. D. Bruns y D. J. Read. 2004. Changing partners in the dark: Isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271:1799-1806.
- Bonito, G., A. Gryganskyi, R. Vilgalys y J. M. Trappe. 2010a. A global meta-analysis of *Tuber* ITS rDNA sequences: species diversity, host specificity, and long-distance dispersal. *Molecular Ecology* 19:4994-5008.
- Bonito, G., J. M. Trappe, S. Donovan y R. Vilgalys. 2010b. The Asian black truffle *Tuber indicum* can form ectomycorrhizas with north american host plants and complete its life cycle in non-native soils. *Fungal Ecology*. doi:10.1016/j.funeco.2010.08.003.
- Bonito, G., J. M. Trappe, P. Rawlinson, y R. Vilgalys. 2010c. Improve resolution of mayor clades within *Tuber* and Taxonomy of species within the *Tuber gibbosum* complex. *Mycología* 102:1042-1057.
- Bonito, G., J. M. Trappe y R. Vilgalys. 2009. North American Truffle in the Tuberaceae: Molecular and Morphological Perspectives *Acta Botanica Yunnanica* 16:39-51.
- Castellano, M. A., J. M. Trappe, Z. Maser y C. Maser. 1989. Key to spores of the genera of hypogeous fungi of north temperate forest with special reference to animal mycophagy. Mad River Press, Eureka, California. 186 p.
- Castillo, J. 1987. *Micología General*. Ed. Limusa. México, D. F. 208 p.
- Cázares, E., J. García, J. Castillo y J. M. Trappe. 1992. Hypogeous fungi from northern México. *Mycologia* 84:341-359.
- García, J. y G. Guevara. 2005. Macromicetos (hongos superiores) de Tamaulipas. *In* Biodiversidad Tamaulipeca 1, L. Barrientos, A. Correa, J.V. Horta, J. García (eds.). Dirección General de Educación Superior Tecnológica. Cd. Victoria, Tamaulipas. p. 67-79.
- Garza, F., J. García y J. Castillo. 1985. Macromicetos asociados al bosque de *Quercus rysophylla* en algunas localidades del centro del Estado de Nuevo León. *Revista Mexicana de Micología* 1:423-428.
- Gilkey, H. M. 1916. A revision of the Tuberales of California. *University of California Publications in Botany* 6:275-356.
- Gilkey, H. M. 1939. Tuberales of North America. *Oregon State Monographs Studies in Botany* 1:1-63.
- Gilkey, H. M. 1954. Tuberales. *North America Flora* 2:1-36.
- Guevara, G., G. Bonito, E. Cázares, J. A. Rodríguez y R. Vilgalys. 2008. *Tuber regimontanum*, new species of truffle from Mexico. *Revista Mexicana de Micología* 26:17-20.
- Guevara, G., G. Bonito, J. A. Trappe, E. Cázarez, G. Williams, R. A. Healy, C. Schadt y R. Vilgalys. 2012. New North American *Tuber* spp. *Mycologia*. doi:10.3852/12-087.
- Halász, K., Z. Bratek, D. Szeg, S. Rudnóy, I. Rácz, D. Lásztity y J. M. Trappe. 2005. Tests of species concepts of the small, white, european group of *Tuber* species based on morphology and rDNA sequences with special reference to *Tuber rapaeodorum*. *Mycological Progress* 4:291-298.
- Harkness, H. W. 1899. Californian hypogeous fungi. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 1:241-292.
- Hochberg, M. E., G. Bertault, K. Poitrineau y A. Janssen. 2003. Olfactory orientation of the truffle beetle, *Leiodes cinnamomea*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 109:147-153.
- Jeandroz, S., C. Murat, Y. J. Wang, P. Bonfante y F. Le Tacon. 2008. Molecular phylogeny and historical biogeography of the genus *Tuber*, the "true truffles". *Journal of Biogeography* 35:815-829.
- Kirk, P. M., P. F. Cannon, D. W. Minter y J. A. Stalpers (eds.). 2008. *Ainsworth y Bisby's Dictionary of the Fungi*. CABI

- Wallinford, UK. 771 p.
- Lange, M. 1956. Danish Hypogeous Macromycetes. Dansk Botanisk Arkiv 16:1-84.
- Læssøe, T. y K. Hansen. 2007. Truffle trouble: what happened to the Tuberales. Mycological Research 111:1075-1099.
- McGraw, R., N. Duncan y E. Cázares. 2002. Fungi and other items consumed by the blue-gray taildropper Slug (*Prophysaon coeruleum*) and the papillose taildropper slug (*Prophysaon dubium*). Veliger 45:261-264.
- Maser, C., A. W. Claridge y J. M. Trappe. 2008. Trees, truffles, and beasts, how forest function. Rutgers University Press. New Jersey. 280 p.
- Mello, A., C. Murat y P. Bonfante. 2006. Truffles: Much more than a prized and local fungal delicacy. Fems Microbiology Letters 260:1-8.
- Mischiati, P. y A. Fontana. 1993. *In vitro* culture of *Tuber magnatum* mycelium isolated from mycorrhizas. Mycological Research 97:40-44.
- Montecchi, A. y M. Sarasini. 2000. Funghi ipogei d'Europa. Associazione Micologica Bresadola, Fondazione Centro Studi Micologici. Vicenza. 714 p.
- Moreno-Arroyo, B., J. Gómez y E. Pulido. 2005. Tesoros de Nuestros Montes. Trufas de Andalucía. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía, Córdoba. 352 p.
- O'Donnell, K. O., E. Cigelnik, N. S. Weber y J. M. Trappe. 1997. Phylogenetic relationship among ascomycetous truffles and the true and false morels inferred from 18S and 28 S ribosomal DNA sequences analysis. Mycologia 89:48-65.
- Palenzona, M., G. Chevalier y A. Fontana. 1972. Sintesi micorrizica tra i miceli in coltura di *Tuber brumale*, *T. melanosporum*, *T. rufum* e semeziali di conifere e latifoglie. Allionia 18:42-52.
- Paolocci, F., A. Rubini, C. Riccioni y S. Arcioni. 2006. Reevaluation of the life cycle of *Tuber magnatum*. Applied and Environmental Microbiology 72:2390-2393.
- Pegler, D. N., B. M. Spooner y T. W. K. Young. 1993. British truffles, a revision of British hypogeous fungi. Royal Botanic Gardens, Kew. 242 p.
- RiOUSset, G., L. RiOUSset, G. Chevalier y M. C. Bardet. 2001. Truffles d'Europe et de Chine INRA, Paris. 181 p.
- Shefferson, R., P. T. Kull y K. Tali. 2008. Mycorrhizal interactions of orchids colonizing estonian mine tailings hills. American Journal of Botany 95:156-164.
- Tedersoo, L., K. Hansen, B. Perry y R. Kjøller. 2006. Molecular and morphological diversity of pezizalean ectomycorrhiza. 170:581-596.
- Trappe, J. M. 1979. The orders, families and genera of hypogeous Ascomycotina (truffles and their relatives). Mycotaxon 9:297-340.
- Trappe, J. M. y E. Cázares. 2000. *Tuber maculatum* around the world. Bulletin Semestriel de la Fédération des Associations Mycologiques Méditerranéennes n.s. 18:107-112.
- Trappe, J. M. y E. Cázares. 2006. *Tuber guzmanii*, a new truffle from southern México. International Journal of Medicinal Mushrooms 8:279-282.
- Trappe, J. M. y G. Guzmán. 1971. Notes on some hypogeous fungi from México. Mycologia 63:317-345.
- Trappe, J. M., A. M. Jumpponen y E. Cázares. 1996. Nats truffle and truffle-like fungi 5: *Tuber lyonii* (= *T. texensis*), with a key to the Spiny-Spored *Tuber* Species Groups. Mycotaxon 40:365-372.
- Trappe, M., F. Evans y J. Trappe. 2007. Field guide to North American truffles, hunting, identifying, and enjoying the world's most prized fungi. Ten Speed Press, Berkeley 136 p.
- Trappe, J. M., R. Molina, D. L. Luoma, E. Cázares, D. Pilz, J. E. Smith, M. A. Castellano, L. Miller y M. J. Trappe. 2009. Diversity, ecology and conservation of the truffle fungi in forests of the pacific northwest. US Dept. of Agriculture, Forest Service General Technical Report, PNW-GTR-772. Oregon. 194 p.
- Vittadini, C. 1831. Monographia Tuberaearum. Mediolani, Milan. 88 p.
- Walker, J. F., O. K. Miller y J. L. Horton. 2005. Hyperdiversity of ectomycorrhizal fungus assemblages on oak seedlings in mixed forests in the southern Appalachian mountains. Molecular Ecology 14:829-838.
- Wurzburger, N., M. I. Bidartondo y C. S. Bledsoe. 2001. Characterization of *Pinus* ectomycorrhizas from mixed conifer and pygmy forests using morphotyping and molecular methods. Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique 79:1211-1216.