



Micofagia por roedores en un bosque templado del centro de México

Mycophagy by rodents in a temperate forest of Central Mexico

Citlalli Castillo-Guevara[✉], Carlos Lara y Geovani Pérez

Laboratorio de Biodiversidad, Centro de Investigación en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Km 10.5 Autopista Tlaxcala-San Martín Texmelucan, San Felipe Ixtacuixtla 90120 Tlaxcala, México.

[✉] guevaracc@yahoo.com.mx

Resumen. La micofagia por roedores en hongos hipogeos ha sido documentada en diversos ecosistemas del mundo; sin embargo, el estudio del consumo de hongos epigeos por este grupo ha sido insuficiente. En el presente trabajo se evaluó de manera experimental la micofagia de 2 especies de ratones silvestres (*Neotomodon alstoni* y *Peromyscus maniculatus*) en el hongo epigeo ectomicorrizógeno *Russula* aff. *cuprea* y la posible preferencia de estos ratones por consumir alguna estructura específica del hongo (pileo, himenio o estípite). Asimismo, se analizó si el paso del hongo a través del tracto digestivo afectaba la actividad metabólica esporal. Los resultados indican que aunque el esporoma entero puede ser consumido, el himenio (parte fértil) es la primera estructura seleccionada por ambas especies. Además, se encontró que el paso por el tracto digestivo de las 2 especies de ratones no tiene efecto significativo ($p=0.067$) en la actividad metabólica esporal de *R. aff. cuprea*, sugiriendo que estos ratones silvestres podrían ser dispersores efectivos de las esporas del hongo epigeo en el Parque Nacional La Malinche.

Palabras clave: *Neotomodon alstoni*, *Peromyscus maniculatus*, *Russula* aff. *cuprea*, pileo, himenio, estípite.

Abstract. The mycophagy by rodents in hypogeous fungal species has been widely documented in different ecosystems around the world. However, the consumption of epigeous fungi by this group has been poorly studied. In this study we evaluated the mycophagy by 2 mice species (*Neotomodon alstoni* and *Peromyscus maniculatus*) in the epigeous ectomycorrhizal fungi *Russula* aff. *cuprea*. Experimentally tests were carried out to see if these mice species have a preference to consume a specific structure of the fungus (pileus, hymenium or stipe). Also, we analyzed if the passage of this fungus through the digestive tract has an effect on the sporal metabolic activity. Our results indicate that although the whole sporocarp can be consumed, the hymenium (fertile part of the sporocarp) was the first structure selected by both mice species. Furthermore, we found that the passage of the fungus by the digestive tract of the 2 mice species does not have a significant effect on the sporal metabolic activity ($p=0.06$) of *Russula* aff. *cuprea*, suggesting that these mice species could be effective sporal dispersers of this epigeous fungi in the National Park La Malinche.

Key words: *Neotomodon alstoni*, *Peromyscus maniculatus*, *Russula* aff. *cuprea*, pileus, hymenium, stipe.

Introducción

La micofagia ha desempeñado un papel fundamental en la evolución de los sistemas reproductivos y mecanismos de dispersión de los hongos hipogeos y epigeos (Johnson, 1994a). Para la dispersión de sus esporas, las especies hipogeas dependen casi totalmente de los animales que las consumen, lo que ha promovido la pérdida de la capacidad de dispersión por la vía aérea. En ciertas épocas del año, es común que estos hongos produzcan estructuras reproductivas con atrayentes aromáticos que facilitan su localización por micófalos que, al consumirlos, ayudan a su proceso de dispersión (Estrada-Torres y Santiago-Martínez, 2003). Por su parte, los esporomas de los hongos epigeos

dependen del viento para la dispersión de sus esporas; sin embargo, la participación de los animales micófalos podría favorecer una dispersión efectiva y dirigida (Durán, 2006), ya que al despedazar, mordisquear e ingerir los esporomas, los consumidores pueden depositar las esporas directamente en las raíces de los árboles asociados a través de sus excretas (Trappe y Maser, 1976; Maser et al., 1978; Pirozynski y Hawksworth, 1988; Taylor, 1991).

A la fecha, se ha determinado que las esporas de varias especies hipogeas mantienen e incluso incrementan su viabilidad en las excretas de ciertos roedores, tales como las ardillas y los ratones silvestres (Miller, 1985), y se ha demostrado que estas excretas pueden ser una excelente fuente de inóculo micorrizógeno para diversas especies de plantas (Castellano y Trappe, 1985; Claridge et al., 1999; Colgan y Claridge, 2002; Ashkannejhad y Horton, 2006). Asimismo, se ha sugerido que algunos animales micófalos

son importantes dispersores de esporas de hongos hipogeos debido a que consumen grandes cantidades de éstos y a su movilidad (e.g., Johnson, 1994b). Resulta interesante que a pesar de su diversidad en la mayoría de los ecosistemas forestales, los hongos epigeos han recibido mucho menos atención en este sentido.

En México, los estudios sobre micofagia por animales silvestres son escasos y se han limitado a registrar el consumo de algunas especies de hongos epigeos por animales tales como el aguti (*Dasyprocta mexicana*) (Estrada-Crocken et al., 1996), la rata montera (*Neotoma mexicana*) (Polaco et al., 1982) y ratones silvestres (*Peromyscus alstoni*, *Reithrodontomys megalotis* y *Microtus mexicanus*) (Valenzuela et al., 2004). En el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala, Durán (2006) encontró que 8 de las 11 especies de ratones silvestres registradas para la zona incluyen 11 diferentes grupos de hongos en su dieta, principalmente de la familia Russulaceae; los ratones con mayor presencia de esporas de hongos del género *Russula* en sus excretas fueron *P. melanotis*, *N. alstoni* y *P. maniculatus*. Al evaluar los niveles de micofagia en condiciones naturales, Durán (2006) encontró que el himenio es la estructura que más consumen seguida del estípito y el píleo, sugiriendo un consumo diferencial entre las estructuras de los hongos epigeos.

En la misma zona, en el único trabajo previo sobre el tema, Castillo-Guevara et al. (2011) demostraron que las esporas de *Laccaria trichodermophora* y *Suillus tomentosus* del orden de los Agaricales y Boletales respectivamente, se mantienen activas después del paso por el tracto digestivo de *P. maniculatus* y *P. alstoni*. Estos resultados sugieren que estos roedores podrían estar actuando como dispersores efectivos de las esporas de hongos micorrízicos. Sin embargo, dado que la evidencia sobre presencia de esporas en excretas de ratones en la zona indica que los rusuláceos son los más frecuentes, es necesario explorar un posible efecto de este consumo en la viabilidad de las esporas de especies pertenecientes a este grupo. Asimismo, es importante corroborar si los niveles diferenciales de micofagia encontrados en las distintas estructuras fúngicas por Durán (2006) son indicativos de un consumo preferencial por micófagos específicos.

En el presente estudio, se utiliza el hongo epigeo ectomicorrízico *Russula* aff. *cuprea* como especie modelo para explorar los aspectos arriba mencionados. Este hongo se asocia con el oyamel *Abies religiosa* y es una especie abundante en el Parque Nacional La Malinche (Kong, 2003). Durante la época de lluvias es común observar esporomas de esta especie con evidencias de consumo por roedores. Integrando estas observaciones, se evaluó experimentalmente 1), si los ratones *Neotomodon alstoni* y *Peromyscus maniculatus* tienen preferencia por consumir

alguna estructura particular (píleo, himenio o estípito) de este hongo y 2), si las esporas permanecen activas después de pasar por su tracto digestivo.

Materiales y métodos

Área de estudio. La captura de los roedores y la recolección de esporomas del hongo epigeo se realizaron en 2 ambientes representativos de la zona de Cañada Grande en el Parque Nacional La Malinche (municipio de Ixtenco, Tlaxcala): 1), asociación de pino y oyamel (19°17'58" N, 98°14'37" O; a 3 197 m snm) y 2), bosque de oyamel (19°14'40" N, 98°10'17" O; a 3 264 m snm). Las especies arbóreas dominantes en estos ambientes son *Pinus montezumae*, *P. hartwegii* y *A. religiosa*. La precipitación media anual es de 800 mm y la temperatura media anual de 15° C. El clima es templado y húmedo la mayor parte del año, con una temporada seca y fría de octubre a febrero. El cautiverio y las pruebas de alimentación se llevaron a cabo en el laboratorio de la Estación Científica La Malinche.

Captura de roedores y recolección de esporomas. Del 29 de septiembre al 4 de octubre del 2010 se colocaron 30 trampas Sherman en cada tipo de ambiente, con un esfuerzo de muestreo de 6 noches/ambiente. Un total de 12 ratones adultos fueron capturados, 6 machos por cada especie de ratón. Estos individuos fueron trasladados al laboratorio y colocados individualmente en jaulas de acrílico (36 × 28 × 16 cm) con agua *ad libitum* y aserrín como sustrato, bajo un régimen de fotoperiodo de 12:12 h luz: oscuridad y a temperatura ambiente (15° C). De forma paralela, los esporomas del hongo epigeo *R. aff. cuprea* se recolectaron diariamente, utilizando parte de ellos para las pruebas de alimentación y almacenando otra a 4° C para la evaluación de la actividad metabólica esporal.

Prueba de preferencia de consumo. Tras su captura, cada individuo permaneció en su jaula en un periodo de aclimatación de 6 horas con una dieta de alimento comercial en forma de "pellets" (alimento balanceado) y agua *ad libitum*. Después de esto y como parte del inicio de la prueba de preferencia de consumo, un esporoma (de aproximadamente 30 g de peso fresco) fue introducido en cada jaula. A partir de esto y durante la primera hora se observó cual fue la primera estructura en ser consumida (píleo, himenio o estípito) y se registró la frecuencia de cada evento. Los esporomas se mantuvieron dentro de las jaulas durante 24 horas, periodo tras el cual las observaciones finalizaban. Durante este lapso, se limpió cada jaula y las excretas presentes se colectaron para utilizarse en la evaluación de la actividad metabólica esporal de *R. aff. cuprea*. Las excretas se almacenaron en refrigeración a 4° C. Este protocolo se repitió diariamente durante 2 semanas y finalmente los ratones fueron liberados en los mismos sitios de captura.

Un total de 55.87g de excretas se recolectaron para cada especie de roedor.

Procesamiento de muestras y conteo de esporas. En enero del 2011, se realizó el procesamiento de las muestras, conteo de esporas y evaluación de la actividad metabólica esporal en el Laboratorio de Micorrizas del Centro de Investigación en Ciencias Biológicas (Universidad Autónoma de Tlaxcala). Las excretas recolectadas durante las pruebas de preferencia de consumo se transfirieron a matraces Erlenmeyer de 250 ml y se les añadió 40 ml de agua destilada; la solución se agitó durante 20 minutos aproximadamente hasta disolver completamente las excretas. Las muestras se pasaron por un tamiz de 0.5 mm de apertura para eliminar los restos de materia orgánica, se aforaron a 400 ml y transfirieron a frascos de vidrio de 1 000 ml para finalmente almacenarse a 4° C. Para fines del estudio, los controles fueron los esporomas recolectados en el área de estudio (103.04 g de *R. aff. cuprea* licuados en 400 ml de agua destilada y refrigerados a 4° C). Estudios previos han demostrado que este tratamiento mecánico no afecta la germinación de las esporas (Claridge et al., 1992; Colgan y Claridge, 2002). A partir de estas muestras se llevó a cabo el conteo del número de esporas por mililitro mediante el método de la cámara de NeuBauer (Torres, 1992; Félix et al., 1996). El conteo se realizó en cada tratamiento: esporas que no pasaron por el tracto digestivo de roedores (control: muestras de esporomas de *R. aff. cuprea*), esporas que pasaron por el tracto digestivo de *N. alstoni* y esporas que pasaron por el tracto digestivo de *P. maniculatus*.

Evaluación de la actividad metabólica esporal. Para evaluar la actividad metabólica esporal se utilizó la técnica de tinción esporal con sales de tetrazolio (MTT) (Santiago-Martínez y Estrada-Torres, 1999). Con esta técnica las mitocondrias de las esporas activas se tiñen de morado debido a la liberación de succinato-deshidrogenasa, una de las enzimas del ciclo de los ácidos tricarbóxicos que en los hongos está restringida a algunos sitios en las mitocondrias activas y que reaccionan con las sales de tetrazolio (Miller et al., 1993). Las sales de tetrazolio forman un compuesto de color rojo violeta conocido como formazán cuando son reducidas por las mitocondrias que están respirando activamente (Santiago-Martínez y Estrada-Torres, 1999). Se prepararon 12 tubos de ensayo de cada tratamiento, cada uno con 1 ml de muestra (excreta disuelta ó esporoma licuado), 1 ml de buffer de referencia, 1 ml de solución de ácido succínico y 1 ml de MTT. Enseguida, las esporas se incubaron 2 horas a 37° C en baño maría, después se tomó una alícuota por cada tubo y se observó al microscopio óptico con la ayuda de la cámara de NeuBauer (Torres, 1992; Félix et al., 1996).

Análisis estadísticos. Los datos de frecuencias de consumo de las estructuras fúngicas registradas durante las pruebas

de consumo preferencial (píleo, himenio o estípote) fueron analizados mediante pruebas de chi-cuadrada (Zar, 1999).

Para la evaluación de la actividad metabólica esporal bajo los distintos tratamientos se utilizó un modelo lineal generalizado binomial (GLM) a través del programa R (R Development Core Team, 2011), donde la variable de respuesta fue la proporción de esporas activas tras el paso por el tracto digestivo de ambas especies de ratones. La distribución binomial se emplea cuando se conoce el número de éxitos y fracasos; en este caso el número de esporas activas y no activas. El GLM completo incluyó al factor fijo “tratamiento de consumidor” (*i.e.*, consumido por *N. alstoni* o *P. maniculatus* y el control).

Resultados

Preferencia de consumo de estructuras fúngicas. Durante las observaciones en las pruebas de preferencia de consumo se encontró que en el lapso de 24 horas de registro, ambas especies de roedores consumieron casi completamente los esporomas. Así, 5 individuos de *N. alstoni* y 4 de *P. maniculatus* consumieron siempre la totalidad de los esporomas a lo largo de las pruebas, mientras que los individuos restantes de ambas especies consumieron diariamente entre el 50-70% de los esporomas ofrecidos, lo cual sugiere inicialmente una ausencia de preferencia por alguna estructura particular de los hongos. Sin embargo, al analizar la primera estructura consumida al inicio de las pruebas, se encontraron diferencias significativas en la selección de una estructura específica, siendo el himenio la primera estructura seleccionada por ambas especies (*N. alstoni*, $X^2= 104.43$, $p< 0.00017$; *P. maniculatus*, $X^2= 73.03$, $p< 0.00021$).

Análisis de la actividad metabólica esporal. La proporción de esporas activas no fue significativamente distinta ($F_{2,33}= 3.00$, $p= 0.06$) entre las cuantificadas tras el paso por el tracto digestivo de ambas especies de ratones (media+desviación estándar: *N. alstoni*= 0.64 ± 0.074 ; *P. maniculatus*= 0.72 ± 0.062) y las del control (0.657 ± 0.108). El tratamiento no fue significativo ($F_{2,33}= 3.00$, $p= 0.06$), es decir, no hay diferencias en la proporción de esporas activas que pasaron o que no pasaron por el tracto digestivo de alguno de los roedores.

Discusión

En este estudio y a través de pruebas experimentales se demuestra que los ratones *N. alstoni* y *P. maniculatus* presentan una preferencia inicial de consumo hacia estructuras específicas del hongo *R. aff. cuprea*, tales como el himenio. Esta aparente preferencia coincide con registros previos para La Malinche, Tlaxcala con respecto a que

los esporomas de diversos hongos rusuláceos muestran evidencia de consumo por ratones mayormente en esta estructura (Durán, 2006). Una posible explicación de este patrón, es la presencia en el himenio (laminillas o parte fértil del hongo) de ácidos tales como el oxálico, aconítico, cítrico, málico, succínico y fumárico que producen olores característicos que pueden atraer a los micófitos (Kong, 2003; Ribeiro et al., 2006). Asimismo, se ha sugerido que el sabor también podría ser un estimulante importante para el consumo de esta estructura por los micófitos, ya que una buena parte de la clasificación taxonómica del género *Russula* se basa en este carácter, donde se han distinguido especies con sabores dulces, picantes y amargos (Kong, 2003). Sin embargo, se requiere de estudios cuantitativos que evalúen los compuestos orgánicos específicos de las especies consumidas por los micófitos y determinar la característica involucrada en la atracción.

Algunos estudios han mostrado que ciertos micófitos pueden enfocar su consumo hacia determinadas partes de los esporomas de hongos epigeos, particularmente Agaricales, tal como ocurre con colémbolos (*Hypogastyrura denisana*) que consumen mayoritariamente himenios (Sawahata, 2006) o ratones silvestres de los géneros *Microtus* y *Reithrodontomys* en cuyos tractos digestivos se encontraron particularmente píleos (Valenzuela et al., 2004). Sin embargo, no se han realizado pruebas experimentales específicas en micófitos para comprobar una preferencia diferencial de las estructuras que conforman los cuerpos fructíferos de los hongos epigeos. Este experimento representa la primera evidencia al respecto y resalta la necesidad de profundizar en este tópico dadas sus importantes consecuencias ecológicas y evolutivas en la interacción micófito-hongo.

En este estudio, las pruebas de preferencia de consumo y los niveles de micofagia previamente registrados por Durán (2006) en los bosques de La Malinche, resaltan el hecho de que el consumo se enfoca hacia la parte fértil del hongo (himenio), lo cual sugiere a los ratones como potenciales dispersores de esporas. En este sentido, los resultados obtenidos a través de las pruebas de actividad esporal después de su paso por el tracto digestivo de los ratones sustentan completamente esta idea. La resistencia que tienen las esporas ha sido anteriormente demostrada (Claridge et al., 1999; Cork y Kenagy, 1989); sin embargo, resultados similares para el caso de especies epigeas requieren aún más evaluación para establecer una generalidad en el fenómeno. En este estudio se demuestra que el paso por el tracto digestivo de las 2 especies de roedores no tiene un efecto significativo en la actividad metabólica esporal de *R. aff. cuprea*, sugiriendo que ambas especies de roedores podrían potencialmente dispersar las esporas de este hongo. El resultado coincide con lo encontrado en

otras especies de hongos epigeos, tales como *S. tomentosus* y *L. trichodermophora* (Sierra, 2007; Castillo-Guevara et al., 2011; Pérez 2011), consumidas por ambas especies de ratones. Por ejemplo, Pérez (2011) informa que la actividad metabólica esporal de *S. tomentosus* no disminuyó cuando las esporas pasaron por el tracto digestivo de las 2 especies de ratones, e incluso plántulas de *P. montezumae* inoculadas con estas esporas presentaron mayores niveles de micorrización que aquellas inoculadas con esporas extraídas directamente del himenio. Por ello, tras los resultados encontrados en estos estudios, se sugiere que tanto *N. alstoni* como *P. maniculatus* son dispersores de esporas de hongos epigeos al no afectar su actividad metabólica tras su consumo. Sin embargo, la efectividad de dispersión vía consumo de animales respecto a la realizada por el viento, así como el aumento en la efectividad para formar micorrizas requiere aún ser evaluada.

Actualmente, se desconoce el proceso que se lleva a cabo en el tracto digestivo de los roedores para que la actividad esporal no sea inhibida. Sin embargo, tal como lo sugieren Herrera y Pellmyr (2002), el tiempo de residencia, la temperatura del cuerpo, la microbiota en los intestinos, las diferencias anatómicas y del sistema digestivo, por mencionar algunos, son factores que influyen sobre las tasas de retención y el establecimiento potencial de los hongos.

Las consecuencias de la micofagia pueden afectar directamente el mantenimiento de los ecosistemas. Por ejemplo, la micofagia puede contribuir al restablecimiento de micorrizas en zonas perturbadas, ayudando a una rápida regeneración vegetal. Dependiendo del ámbito hogareño del animal micófito, la colonización podría llegar más allá de los límites de las zonas boscosas. Por ejemplo, en zonas boscosas de Oregon, Estados Unidos, Ashkannejhad y Horton (2006) encontraron que el venado cola negra *Odocoileus hemionus* dispersa esporas de *Suillus* y *Rhizopogon*, lo que ayuda al establecimiento de plántulas de *P. contorta* en dunas de arena. En la misma región, Frank et al. (2009) demostraron que el ratón *P. maniculatus* dispersa esporas de hongos hipogeos promoviendo el establecimiento de plántulas que se encuentran alejadas de las redes miceliarias en bosques de *Quercus garryana*.

Resultados como los mencionados pueden variar si se consideran las diferencias geográficas en la composición de especies de hongos consumidas y el ensamblaje de animales micófitos; sin embargo, resalta la potencial relevancia de la interacción para el mantenimiento de los bosques. En este sentido, el papel de la micofagia podría ser vital para el funcionamiento de los bosques del Parque Nacional La Malinche, dada la importancia de los hongos epigeos micorrízicos en la dieta de los ratones silvestres (Durán, 2006), la movilidad de éstos entre dis-

tintos ambientes en la región y el aparente nulo efecto en la viabilidad de las esporas consumidas, lo cual podría estar modulando la dinámica de la interacción entre micorrizas y árboles. La conjunción de estos factores debe ser considerada e incorporada en el planteamiento de programas de restauración y manejo de ambientes boscosos.

Agradecimientos

A Mariana Cuautle, por la ayuda en los análisis estadísticos; Gema Galindo, por la ayuda en laboratorio; Alejandro Kong, por la identificación del hongo y Luis Alberto Salinas, por su valiosa ayuda en el campo. Este trabajo fue financiado por el Programa de mejora del profesorado (Proyecto UATLX-PTC-104 y beca para G. Pérez).

Literatura citada

- Ashkannejhad, S. y T. R. Horton. 2006. Ectomycorrhizal ecology under primary succession on coastal sand dunes: interactions involving *Pinus contorta*, suilloid fungi and deer. *New Phytologist* 169:345-354.
- Castellano, M. A y J. M. Trappe. 1985. Ectomycorrhizal formation and plantation performance of Douglas-fir nursery stock inoculated with *Rhizopogon* spores. *Canadian Journal Forestry Research* 15:613-617.
- Castillo-Guevara, C., J. Sierrra, G. Galindo-Flores, M. Cuautle y C. Lara. 2011. Gut passage of epigeous ectomycorrhizal fungi by two opportunistic mycophagous rodents. *Current Zoology* 57:293-299.
- Claridge, A. W., M. T. Tanton, J. H. Seebeck, S. J. Cork y R. B. Cunningham. 1992. Establishment of ectomycorrhizae on the roots of two species of *Eucalyptus* from fungal spores contained in the faeces of the long-nosed potoroo (*Potorous tridactylus*). *Australian Journal of Ecology* 17:207-217.
- Claridge, A. W., J. M. Trappe, S. J. Cork y D. L. Claridge. 1999. Mycophagy by small mammals in the coniferous forests of North America: nutritional value of sporocarps of *Rhizopogon vinicolor*, a common hypogeous fungus. *Journal of Comparative Physiology B* 169:172-178.
- Colgan, W. y A. W. Claridge. 2002. Mycorrhizal effectiveness of *Rhizopogon* spores recovered from faecal pellets of small forest-dwelling mammals. *Mycological Research* 106:314-320.
- Cork, S. J. y G. J. Kenagy. 1989. Rates of gut passage and retention of hypogeous fungal spores in two forest-dwelling rodents. *Journal of Mammalogy* 70:512-519.
- Durán, Z. 2006. Micofagia por roedores en tres ambientes de bosque templado del Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala. Tesis maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala. 53 p.
- Estrada-Crocker, C., E. J. Naranjo y B. Miller. 1996. The Mexican agouti in Chiapas, México. *International Zool News* 270:385-388.
- Estrada-Torres, A. y M. G. Santiago-Martínez. 2003. Avances en el estudio de la ectomicorriza en el estado de Tlaxcala, México. Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, México. 76 p.
- Félix S. J. N., C. T. Gutiérrez, P. A. Lemos, J. M. A. Ortiz, E. N. L. Pescador y F. L. Varela. 1996. Manual de Laboratorio de Ecología Microbiana. Instituto Politécnico Nacional, México, D.F. 180 p.
- Frank, J. L., S. Anglin, E. M. Carrington, D. S. Taylor, B. Viratos y D. Southworth. 2009. Rodent dispersal of fungal spores promotes seedling establishment away from mycorrhizal networks on *Quercus garryana*. *Botany* 87:821-829.
- Herrera, C. M. y O. Pellmyr. 2002. Plant animal interactions: an evolutionary approach. Blackwell Science. Cornwall. 313 p.
- Johnson, C. N. 1994a. Nutritional ecology of a mycophagous marsupial in relation to production of hypogeous fungi. *Ecology* 75:2015-2021.
- Johnson, C. N. 1994b. Mycophagy and spore dispersal by a rat-kangaroo: consumption of ectomycorrhizal taxa in relation to their abundance. *Functional Ecology* 8:464-468.
- Kong, A. 2003. El género *Russula* (Fungi, Russulales) en el Parque Nacional La Malinche. Tesis maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. México, D. F. 192 p.
- Maser, C., J. M. Trappe y R. A. Nussbaum. 1978. Fungal-small mammal interrelationships with emphasis on Oregon coniferous forests. *Ecology* 59:799-809.
- Miller, S. L. 1985. Rodent pellets as ectomycorrhizal inoculum for two *Tuber* spp. *In* Proceedings of the VI North American Conference on Mycorrhizae, R. Molina (ed.). Oregon State University, Forest Research Laboratory, Corvallis, Oregon. 273 p.
- Miller, S. L., P. Torres-Martínez y T. M. McClean. 1993. Basidiospore viability and germination in ectomycorrhizal and saprotrophic basidiomycetes. *Mycological Research* 97:141-149.
- Pérez, F. 2011. Formación de ectomicorrizas de *Laccaria trichodermophora* y *Suillus tomentosus* en *Pinus montezumae* a partir de la inoculación con esporas en excretas de dos especies de ratones silvestres (*Peromyscus alstoni* y *P. maniculatus*). Tesis maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala. 47 p.
- Pirozynski, K. A. y D. L. Hawksworth. 1988. Coevolution of fungi with plants and animals: Introduction and overview. *In* Coevolution of fungi with plants and animals, K. A. Pirozynski y D. L. Hawksworth (eds.). Academic, San Diego California. p. 1-29.
- Polaco, O. J., G. Guzmán, Dávalos, L. G. y L. T. Álvarez. 1982. Micofagia en la rata montera *Neotoma mexicana* (Mammalia, Rodentia). *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología*

- 17:114-119.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing. R versión 2.14.1 Vienna, Australia. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>; última consulta: 22.XI.2011.
- Ribeiro, B., J. Rangel, P. Valentaõ, P. Baptista, R. Seabra y P. B. Andrade. 2006. Contents of carboxylic acids and two phenolics and antioxidant activity of dried portuguese wild edible mushrooms. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 54:8530-8537.
- Santiago-Martínez, M. G. y A. Estrada-Torres. 1999. Hongos ectomicorrizógenos y producción de inoculantes para plantas de interés forestal. Folleto Núm. 19. Fundación Produce Tlaxcala, Tlaxcala.
- Sawahata, T. 2006. Hymenial area of agaric fruit bodies consumed by Collembola. *Mycoscience* 47:91-93.
- Sierra, S. 2007. Viabilidad de esporas de hongos ectomicorrizógenos después de su paso a través del tracto digestivo de dos especies de ratones silvestres. Tesis, Ingeniería en Ecología y Protección Ambiental, Universidad Popular Autónoma del Estado de Puebla, Puebla. 66 p.
- Taylor, R. J. 1991. Plants, fungi and bettongs: a fire-dependent co-evolutionary relationship. *Australian Journal of Ecology* 16:409-411.
- Torres, P. 1992. Estudio de las ectomicorrizas de pino carrasco (*Pinus halepensis*). Tesis doctorado, Facultad de Biología, Universidad de Murcia. 165 p.
- Trappe, J. M. y C. Maser. 1976. Germination of spores of *Glomus macrocarpus* (Endogonaceae) after passage through a rodent digestive tract. *Mycologia* 68:433-436.
- 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. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental* 20:41-146.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*, cuarta edición. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 929 p.