

## EVOLUCIÓN, ECOLOGÍA Y MICOLOGÍA EN LOS HONGOS

## HIPOGEOS \*

por James M. Trappe \*\*

y Efrén Cázares \*\*

## EVOLUTION, ECOLOGY AND MYCOPHAGY IN THE HYPOGEOUS

## FUNGI

## SUMMARY

The mycorrhizal hypogeous fungi are linked to epigeous species through a series of increasingly reduced forms. For example, Boletus is represented in secotioid groups in the genus Gastroboletus, which in turn is represented in the hypogeous group in the genus Truncocolumella. Truncocolumella seems to have evolved to a reduction of the stipe, that characterizes Gastroboletus; Truncocolumella has only a columella.

Even further reduction of the hypogeous habit is shown in the genus Rhizopogon. Though similar to Truncocolumella in most ways, it lacks a columella. This morphologic reduction of the hypogeous fungi relates to adaptations for spore dispersal by animals, ranging from small gnats to elk and bear. The hypogeous fungi have evolved elaborate chemical mechanisms to attract animals. When the sporocarp matures, aromatic substances are produced with increasing intensity until the sporocarp is detected by an animal, which then, excavates and eats it. The sporocarps are high in minerals, amino acids and vitamins; they may serve as a major source of minerals for animals in areas where salt licks are scarce. The animal digests all the sporocarp tissues, but the spores pass through the digestive tract unharmed. Animals feces are "packages" of spores with a high inoculum potential. Once deposited, the spores are washed into the soil to contact potentially receptive roots of their mycorrhizal hosts. Some animals also have special adaptations for use of hypogeous fungi in their diet, and, in some cases, have co-evolved a dependence on them for survival.

\* Modificación de la conferencia magistral que presentó el señor autor, en el seno del III Congreso Nacional de Micología, Cd. Victoria, Tamps. en octubre 19 de 1988.

\*\* Department of Botany and Plant Pathology, Oregon State University, Corvallis, Oregon 97331-5704, U.S.A.

## RESUMEN

Los hongos hipogeos micorrícicos están relacionados con las especies epigeas a través de una serie de formas crecientemente reducidas. Por ejemplo, Boletus está representado en los grupos secotioides en el género Gastroboletus, el cual a su vez está representado en el grupo de los hipogeos en el género - Truncocolumella. Truncocolumella ha evolucionado reduciendo el estípite, que caracteriza a Gastroboletus; Truncocolumella tiene solo una columela. Una reducción más avanzada a este hábito hipógeo aparece en el género Rhizopogon. Aunque muy similar a Truncocolumella, carece de columela. La reducción morfológica de los hongos hipogeos se relaciona con la adaptación para la dispersión de esporas por animales, desde pequeños insectos hasta alces y osos. Los hongos hipogeos han desarrollado elaborados mecanismos químicos para atraer a los animales. Conforme los esporocarpos maduran, se producen sustancias aromáticas con intensidad creciente hasta que el esporocarpo es localizado por un animal, excavándolo y comiéndoselo. Los esporocarpos son ricos en minerales, aminoácidos y vitaminas. Estos pueden servir como una fuente mayor de minerales para animales en áreas donde las sales son escasas. El animal digiere todo el esporocarpo, pero las esporas pasan a través del tracto digestivo sin ser destruidas. Los excrementos del animal son paquetes de esporas con un alto potencial de inóculo. Una vez depositados, las esporas en el suelo, son lavadas y al germinar hacen contacto con raíces receptoras de hospederos micorrícicos. Algunos animales también presentan adaptaciones especiales para el uso de los hongos hipogeos en su dieta y en algunos casos, han co-evolucionado para depender de ellos en su sobrevivencia.

## DISCUSIÓN

Muchos animales comen hongos hipogeos, por ejemplo casi todos los roedores, como ratones campestres, ardillas, marmotas, liebres y conejos (Fogel y Trappe, 1978; Maser *et al.*, 1978). Estos pequeños mamíferos no transportan las esporas muy lejos, pero para una dispersión más amplia, están los animales grandes, tales como venados y osos, y más aún aves, tales como algunas urracas, que sirven para tal propósito (Alsheik y Trappe, 1983; Trappe y Maser, 1977).

Una vez que el excremento conteniendo las esporas es defecado por el animal, la lluvia y la nieve las transporta dentro del suelo poniéndolas en contacto con las raíces de las plantas. En experimentos realizados con excrementos de ratones, venados, alces y osos y, usándolos como inóculo en pináceas, se ha encontrado todos altamente efectivos.

La morfología, fisiología y ecología de estos hongos están entrelazadas en la saga de la evolución. La morfología y la fisiología representan los mecanismos de la ecología; ésta por su parte, refleja las fuerzas de la selección natural en la cual descarta los organismos menos adaptados morfológica o fisiológicamente mutantes a diferencia de los más adaptados. Para interpretar la

evolución de los hongos carnosos (hipogeos o epigeos), debemos confiar firmemente sobre inferencias ecológicas, dado que el registro fósil es demasiado limitado para indicar qué caracteres son primitivos y cuáles son avanzados (Trappe y Maser, 1977).

Los hongos hipogeos representan un excelente ejemplo de interacciones ecológico-morfológicas, que puede ayudarnos a comprender algunos de los factores involucrados en su evolución. Los lazos entre las especies de hongos hipogeos y epigeos (especialmente los Agaricales) son claros; nadie discute las muchas líneas filogenéticas. Sin embargo existe desacuerdo acerca de la dirección evolutiva de estas líneas. Este desacuerdo nos lleva a muy diferentes puntos de vista taxonómicos, acerca de donde situar los hongos hipogeos. ¿Son ellos descendientes de los Lycoperdales y son ellos evidencia de que los Gasteromicetos son ancestros de los Agaricales? o ¿Son el producto más reciente de una línea evolutiva partiendo de los agaricales epigeos hacia especies hipogeas?

En este trabajo vamos a observar ejemplos sobre el concepto de que los hongos hipogeos son Gasteromicetos ancestrales de los Agaricales. Desde este punto de vista, cada uno de los órdenes: Hymenogastrales e Hydnangiales originan géneros en los Agaricales, así como también géneros en otros órdenes (Boletales, Russulales) (Singer, 1986). De esta manera, los Agaricales son de origen polifilético y desde este punto de vista el orden Agaricales es indefendible. En contraste, si consideramos los hongos hipogeos como formas morfológicamente reducidas derivados de los Agaricales, las puntas de las ramas de árbol filogenético no tienen discusión. La decisión es crucial para comprender filogenética y taxonómicamente a los Agaricales.

El conocimiento general de los hongos hipogeos era inadecuado para soportar cualquiera de los dos puntos de vista. Recientemente, las descripciones y estudios de un gran número de formas intermedias (conocidas como hongos secotioides) más aparte trabajos sobre la ecología de los hongos hipogeos en general, proveen fuertes evidencias para uno de los puntos de vista: Que los hongos hipogeos son formas morfológicamente reducidas derivadas de los hongos epigeos (Smith, 1971). Sin embargo, esta línea evolutiva ha llevado a incrementar relaciones ecológicamente complejas, a un mejor uso de la energía y a la deposición de las esporas.

Para ejemplificar lo anterior, observamos la línea filogenética desde Boletus hasta Alpova. En Boletus, los tubos que contienen las esporas están geotrópicamente orientados debajo del píleo, el cual se desarrolla sobre un estípite en forma epigea. Las esporas son asimétricas y liberadas en el aire para su dispersión. En esta línea se encuentra Gastroboletus, en donde los tubos están más o menos geotrópicamente orientados pero más torcidos a convolutos, pero siguen originándose en la parte inferior del píleo; el estípite es reducido, comúnmente demasiado corto para levantar los poros de los tubos fuera del suelo (Thiers y Trappe, 1969). Las esporas pueden ser asimétricas o simétricas; si son liberadas, tienen muy pocas posibilidades de dispersarse en el aire. Esta dispersión es primariamente por micofagia animal. En Truncocolumella la reducción morfológica es mas marcada, por ejemplo, en T. rubra Zeller los "tubos" están divididos por paredes dentro de cavidades y han perdido orientación geotrópica;

no se reconoce un pileo y el estípite se reduce a una columela. El aspecto boleteoide es, sin embargo, muy obvio, incluyendo la tinción azul del contexto recién expuesto (Smith y Singer, 1959). En *T. citrina* Zeller, la columela es aún menos semejante a un estípite y las cavidades no están alineadas en un patrón tubular, su gleba está totalmente encerrada en un peridio que reduce la pérdida de humedad. En ambas especies, las esporas son simétricas. Estos hongos han reducido la energía destinada en la producción de estípite y pileo; a pesar de que las esporas no son liberadas, los basidios son aún producidos en una palisada llenando las cavidades glebales (Smith y Singer, 1959). *Rhizopogon* estructuralmente se asemeja a *T. citrina*, excepto que *Rhizopogon* no gasta energía en el desarrollo de una columela. Finalmente, *Alpova* no presenta cavidades con basidios en una palisada. En vez de esto, los basidios llenan los lóculos al madurar, se gelatinizan formando una matriz sin estructura la cual contiene las esporas; este gel lleno de esporas es el alimento para el animal que se come el esporocarpo (Trappe, 1975).

Observemos ahora la secuencia en el otro sentido, en el cual las especies de hongos hipogeos son consideradas ancestrales a los Boletáceos. Primero, debemos asumir que la complicada dependencia en la micofagia animal para la dispersión de las esporas es reemplazada por la liberación de las esporas en el aire. Después, en vez de una selección natural en la cual se emplea energía para el desarrollo de estructuras tales como el pileo y estípite, son descartadas; debemos creer en un tipo de mutación predestinada. La simple forma de *Alpova* debió mutar por razones desconocidas en la gleba loculada de *Rhizopogon*, con palisadas himeniales. Esto ocurre mucho tiempo antes que el liberamiento de las esporas entre en el esquema, como si estos hongos fueron planeados para un futuro muy lejano. Después, en *Truncocolumella* se emplea energía para producir una columela, aún cuando todavía las esporas no se liberan forzosamente en el aire. Aún más la liberación de esporas se presenta en *Gastroboletus* presentando esporas asimétricas. Nunca se piense que la configuración de los tubos previenen la dispersión de las esporas en forma aérea o que el ahora prominente estípite columela (y gasto de energía) todavía no desarrolla los tubos al exterior. Pero, tal extenso planteamiento mutacional finalmente rinde efecto cuando *Boletus* aparece con sus tubos geotrópicamente orientados y descargando sus esporas en el aire. Claramente la dirección desde formas epigeas a formas hipogeas presenta mucho mejor sentido evolutivo.

¿Qué presiones ambientales podrían dirigir a la selección de un hábito hipogeo? Períodos de sequía o intenso frío durante la temporada de fructificación pueden producir agaricales mal formados o abortivos. Esto ocurre frecuentemente en muchos bosques del oeste de los Estados Unidos y ha sido muy común en muchas otras partes del mundo durante las eras de cambios climáticos. Esporocarpos que maduran debajo del suelo, aislados del congelamiento o de vientos secos, pueden llegar a madurar aún cuando las condiciones son adversas. Mutaciones para atraer químicamente a los animales que se alimentan de ellos y para conservar energía y que de otra manera necesitarían para formar estructuras como el pileo y estípite, les daría mejor ventaja a las formas hipogeas. Si esto ocurrió durante un período de cambios climáticos drásticos, la selección para formas hipogeas pudo haber ocurrido rápidamente. Al mismo tiempo, otras fuentes alimenticias para los animales pudieron haber sido fuertemente afectadas, creando una dependencia sobre los hongos para alimento. Esto es muy común en las montañas de Oregon en otoños secos, cuando los pastos para los venados han sido fuer-

Cada especie tiene su propio olor característico, el cual se detecta mejor cuando la maduración progresa. Así, algunas especies pueden presentar tempranamente un olor a frutas, pero al madurar presentan un olor semejante al vino tinto como en Rhizopogon ochraceorubens Smith. Otras especies pueden oler al principio como a queso dulce, pero al madurar presentan un olor desagradable, por ejemplo en Gautieria monticola Harkn. Algunas especies, de hecho, producen feromonas de mamíferos, las cuáles pueden ser la causa por la tradición de que las frutas tienen poder afrodisíaco. La trufa blanca de Italia, Tuber magnatum Vitt. es un ejemplo de ello.

Estas adaptaciones han evolucionado de manera diferente en el hemisferio norte en comparación con el sur, pero en forma paralela. Los bosques de Eucalyptus y géneros relacionados de las familias Myrtaceae y Casuarinaceae en Australia tienen abundantes hongos hipogeos (Malajczuk *et al.*, 1987). Los animales micófagos son marsupiales y son análogos a los animales del hemisferio norte, desde el "bettong", un canguro muy pequeño que ocupa un nicho muy similar a los roedores del hemisferio norte, hasta el canguro gris que es análogo a los venados.

En algunos casos, la adaptación se ha desarrollado en extremo. El ratón de espalda roja de California en la franja de niebla de la costa del Pacífico en Oregon y norte de California, se alimenta solamente de hongos hipogeos o en tiempos poco frecuentes de sequía, de líquenes que caen de las copas de los árboles (Ure y Maser, 1982). Este animal ha desarrollado una estructura dental muy frágil, con sólo una capa muy delgada de esmalte cubriendo la dentina interna. Además, dicho ratón se diferencia entre los roedores por tener molares con raíces, ya que la mayoría de los roedores tienen molares sin raíces, los cuales continúan creciendo durante la vida del animal. Tales animales deben continuamente usar su dentadura o pueden quedar incapacitados por el continuo crecimiento de la dentadura. Los molares sin raíces detienen su crecimiento cuando están completamente desarrollados. Así, de esta manera el ratón de espalda roja de California no puede gastar su frágil dentadura al tratar de consumir alimentos de consistencia dura y los hongos están entre los menos abrasivos de los alimentos.

Las implicaciones ecológicas de estas evolucionadas interacciones de morfología y ecología de los hongos hipogeos con hospederos micorrícicos y animales, es un componente muy importante de la mayoría de los bosques y tropicales, aunque recientemente se tienen evidencias de que esto también es importante en los bosques tropicales del noreste de Australia. Se han encontrado también ejemplos de este sistema en lugares sin bosque. Los autores están estudiando actualmente la ecología de las micorrizas en plantas colonizadoras y la sucesión de las comunidades vegetales sobre recientes depósitos glaciales en las North Cascades Mountains en Washington. En la parte frontal del glaciar Lyman, se ha encontrado un hongo hipogeo, Hymenogaster glacialis Cáz. y Trappe, asociado con las raíces de sauces enanos que colonizan las morrenas (montones de rocas y algo de suelo) con sucesión primaria (Cázares y Trappe, 1990). Estos sauces están a cientos de metros retirados de comunidades de arbustos y árboles contiguos a las morrenas. Madrigueras de marmotas alpinas y un pequeño conejo ("pikas") fueron encontrados entre las comunidades vegetales. En estas madrigueras se encontró excremento que contenía esporas de hongos hipogeos. Además, venados y cabras de monte vagan en las comunidades vegetales de las morrenas, juzgado así, por las muchas huellas y excrementos observados. Estos

temente dañados. A grandes altitudes, el rocío que cae en las noches frías puede humedecer el suelo, suficiente para sustentar la fructificación de especies de Rhizopogon, las cuales el venado desentierra ávidamente.

La mayoría de los hongos hipogeos forman ectomicorrizas; un punto de desposición masiva de esporas donde se encuentran las raíces de un árbol hospedero podría ser una estrategia más eficiente que la azarosa dispersión aérea para la propagación de hongos micorrícicos, especialmente en tiempo de presión ambiental. Muchos de los animales que se alimentan de hongos hipogeos viven en los mismos hábitat que los hongos y los hospederos y obviamente defecan las esporas en su mismo hábitat (Maser et al., 1978; Trappe y Maser, 1978).

Soporte a esta teoría está la ausencia de especies tóxicas de hongos hipogeos. No se conoce ninguno; miembros de la Sociedad Norte Americana de Truferos han comido muchas docenas de especies (nunca antes comidas), sin ningún efecto dañino. Ningún hongo hipogeo está relacionado con Agaricales tóxicos. La toxicidad sería un carácter negativo en la selección natural para la dispersión por medio de la micofagia. Los hongos que desarrollan toxicidad, quizá para minimizar la pérdida de esporocarpos, tendrán la dispersión por medio del aire como la única opción para propagarse. Por esto, géneros comunes, tales como Inocybe y Amanita, no tienen hipogeos relativos.

Otros ejemplos adicionales de los lazos filogenéticos entre hongos epigeos y hongos hipogeos, están en la familia Russulaceae. Todos los miembros de estos grupos tienen en común esporas y otros caracteres microscópicos (Singer y Smith, 1960). Russula, con su clásico estípote, píleo y láminas, nos lleva a Macowanites. Aquí el estípote es mucho más reducido, el píleo nunca se expande para exponer las torcidas y entredesarrolladas láminas al exterior. En Gymnomyces un vestigio de estípote puede aun presentarse como una columela. Los esferocistos están presentes en los hongos hipogeos pero no son útiles en la identificación. Martellia es un russuloide de forma hipogea, pero con pocos o ningún esferocisto.

Una secuencia similar ocurre en la familia Cortinariaceae, desde Cortinarius a Thaxterogaster e Hymenogaster (Singer y Smith, 1969). En la familia Tricholomataceae, desde Laccaria hasta Hydnangium (Singer, 1986). En los Ascomycetes, también ocurre una secuencia similar: Helvella, con sus convolutos píleo y estípote plegados hacia abajo nos lleva a Hydnotrya (Trappe, 1979). Aquí el estípote se pierde y las paredes del esporocarpo se pliegan hacia arriba para encerrar el himenio, en vez de plegarse hacia abajo para exponerse hacia el exterior. Las ascas de Hydnotrya no descargan sus esporas por medio de una fuerza interna. Finalmente las cavidades y el himenio desaparecen para producir Barssia, la cual presenta una gleba sólida.

Las estrategias ecológicas que acompañan estos desarrollos morfológicos son extraordinarias. La adaptación a la micofagia requiere que el animal localice el esporocarpo, que lo extraiga y que se lo coma. Los hongos hipogeos producen atrayentes químicos, con olores que atraen la atención de ciertos animales. Los esporocarpos inmaduros tienen una gleba pálida y con muy poco olor; pero cuando maduran, la gleba se oscurece por las esporas que son color café y el olor se presenta evidente. Así, a mayor número de esporas maduras, mayor es la señal química para el animal micófago (Trappe y Maser, 1978).

contribuyen directamente al establecimiento de micorrizas de los sauces con hongos hipogeos por medio de la introducción de esporas en el suelo recién formado. Al mismo tiempo, los animales establecen en forma indirecta una nueva fuente alimenticia de hongos hipogeos para ellos mismos.

Estudios taxonómicos, ecológicos y de distribución sobre los hongos hipogeos serán esenciales para la fundamentación de la línea evolutiva aquí propuesta.

#### AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la NSF y CONACyT por financiar parte de este trabajo. A las autoridades de la Sociedad Mexicana de Micología por la hospitalidad brindada durante el III Congreso de Micología, en Cd. Victoria, Tamps.

#### LITERATURA CITADA

- Alsheikh, A.M. y J.M. Trappe, 1983. Taxonomy of *Phaeangium lefebvrei*, a desert truffle eaten by birds. Can. J. Bot. 61: 1919-1925.
- Cázares, E. y J.M. Trappe, 1990. Alpine and subalpine fungi of the Cascade Mountains. I. *Hymenogaster glacialis* sp. nov. Mycotaxon (in press).
- Fogel, R. y J. M. Trappe, 1978. Fungus consumption (mycophagy) by small animals. Northwest Sci. 52: 1-31.
- Malajczuk, N., J. M. Trappe y R. Molina, 1987. Interrelationships among some ectomycorrhizal trees, hypogeous fungi and small mammals: western Australia and northwestern American parallels. Aust. J. Ecol. 12: 53-55.
- Maser, C., J. M. Trappe y R.A. Nussbaum, 1978. Fungal-small mammal interrelationships with emphasis on Oregon coniferous forests. Ecology 59: 799-908.
- Singer, R., 1986. The Agaricales in Modern Taxonomy. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Smith, A.H., 1971. The origin and evolution of the Agaricales. In R.H. Peterson (ed.), The Evolution of the Higher Basidiomycetes Univ. Tenn. Press, Knoxville, pp. 481-504.
- Singer, R. y A. H. Smith, 1960. Studies on secotiaceous fungi. IX. The astrogas-traceous series. Mem. Torrey Bot. Club 21: 1-112.
- Singer, R. y A.H. Smith, 1963. A revision of the genus *Thaxterogaster*. Madroño 17: 22-26.

- Smith, A. H. y R. Singer, 1959. Studies on secotiaceous fungi IV. Gastroboletus, Truncocolumella, and Chamonixia. Brittonia 11: 205-223.
- Thiers, H. D. y J. M. Trappe, 1969. Studies in the genus Gastroboletus. Brittonia 21: 244-254.
- Trappe, J. M., 1975. A revision of the genus Alpova with notes on Rhizopogon and the Melanogastraceae. Nova Hedwigia Beih. 51: 279-309.
- Trappe, J. M. 1979. The orders, families, and genera of hypogeous Ascomycotina (truffles and their relatives). Mycotaxon 9: 297-340.
- Trappe, J. M. y C. Maser, 1977. Ectomycorrhizal fungi: interactions of mushrooms and truffles with beasts and trees. In Tony Walters (ed.), Mushrooms and Man, an Interdisciplinary Approach to Mycology. Linn-Benton Comm. Col., Albany, Oregon, pp. 165-179
- Ure, D.C. y C. Maser, 1982. Mycophagy of red-backed voles in Oregon and Washington. Can. J. Zool. 60: 3307-3315.