

DIVERSIDAD ECTOMICORRÍCICA EN UNA FORMACIÓN NATURAL DE CARRASCA (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp.)

Vanessa Clavería y Ana M^a de Miguel

Departamento de Botánica, Universidad de Navarra, 31080 Pamplona (Navarra)

E-mail: vclaver@alumni.unav.es

Resumen

El objetivo del estudio es caracterizar la comunidad ectomicorrícica de un carrascal maduro en óptimo estado de conservación (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp.) y relacionar la diversidad de fructificaciones con la de ectomicorrizas. El estudio comenzó en otoño de 2003 en la Reserva Natural del Monte del Conde, que está propuesta para integrar la Red Natura 2000. Durante el otoño de 2003 se recolectaron, en un área de 225 m², un total de 374 fructificaciones pertenecientes a 52 táxones. *Clavulina cinerea* (Fr.) Schroet., *Entoloma rhodopolium* (Fr.) Kumm. y *Tricholoma scalpturatum* (Fr.) Qué. son las especies dominantes. Se han caracterizado un total de 41 tipos ectomicorrícicos basándose en características morfológicas y anatómicas. *Cenococcum geophilum* Fr. y los tipos de la familia Thelephoraceae son los dominantes en las raíces. Los resultados preliminares muestran que las especies que fructifican no reflejan la diversidad fúngica real de la comunidad ectomicorrícica. Por ello y para poder conseguir estimaciones precisas de dicha comunidad en los ecosistemas forestales, se insiste en la necesidad de estudiar tanto fructificaciones como ectomicorrizas.

Palabras clave: ectomicorrizas, fructificaciones, hongos ectomicorrícicos, *Quercus ilex*.

Abstract

Ectomycorrhizal diversity in an evergreen oak stand in Navarra (Spain)

The aims of this study are to characterize the ectomycorrhizal community of a mature and well preserved evergreen oak forest (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp.) and to relate the above- and below-ground species diversity. The study area is the Nature Reserve of *Monte del Conde*, which has been proposed to be included in the Sites for Community Importance (SCI) and for Special Areas of Conservation (SAC) for the European Community. In autumn 2003, in an area of 225 m², 374 sporocarps belonging to 52 taxa were collected. *Clavulina cinerea* (Fr.) Schroet., *Entoloma rhodopolium* (Fr.) Kumm. and *Tricholoma scalpturatum* (Fr.) Qué. were the dominant species. Belowground, morphological and anatomical analyses of ectomycorrhizal root tips were performed, yielding a total of 41 types. *Cenococcum geophilum* Fr. and thelephoroid fungi were dominant species on the root system. The preliminary results show that the sporocarps survey does not reflect the real ectomycorrhizal community diversity. Therefore, it is important to sample both sporocarps and root tips to achieve an accurate estimate of the ectomycorrhizal fungal community in forest ecosystems.

Keywords: ectomycorrhizae, sporocarps, ectomycorrhizal fungi, *Quercus ilex*.

INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

Las simbiosis ectomicorrícicas son muy importantes a escala global porque la mayor parte de las especies forestales de bosques templados, boreales, tropicales y subtropicales son ectomicorrícicas (ALLEN, 1991). Para muchos árboles, tales como los pertenecientes a las familias *Pinaceae*, *Fagaceae* y *Betulaceae*, está comprobado que su crecimiento y supervivencia están determinados por la colonización de éstos por hongos ectomicorrícicos (SMITH & READ, 1997). Estos hongos juegan un papel crucial en la salud de los árboles, favoreciendo la adquisición de nutrientes, la tolerancia a la sequía y la resistencia frente a patógenos. Por su parte, los hospedadores autótrofos proporcionan carbohidratos a los

simbiontes heterótrofos (PETER *et al.*, 2001b). Investigaciones recientes han demostrado la influencia que tienen los organismos del suelo, en particular los hongos micorrícicos, en la dinámica de los organismos epígeos y en los procesos del ecosistema como conjunto (COPLEY, 2000; READ, 1998; VAN DER HEIJDEN *et al.*, 1998).

Según MOLINA *et al.* (1992), a escala global, el número de hongos ectomicorrícicos se aproxima a 6000 especies. Esta estimación se basa en las especies conocidas de los géneros ectomicorrícicos más importantes. Su visión es conservadora porque no tiene en cuenta ni las regiones poco estudiadas del planeta ni los grupos taxonómicos poco conocidos, tales como los que producen estructuras reproductoras inconspicuas (BRUNS, 1995; DAHLBERG, 2001). A una escala más local, la diversidad fúngica sigue siendo alta. Incluso en 0.1 ha. de un monocultivo forestal puede haber presentes de 20 a 35 especies de hongos ectomicorrícicos (BRUNS, 1995).

Hasta mediados de los años 90 el conocimiento de la estructura de la comunidad ectomicorrícica y la importancia de las especies fúngicas se basaba casi exclusivamente en el estudio de fructificaciones, asumiendo que su producción reflejaba la abundancia relativa y la importancia de las especies en las raíces (BRUNNER *et al.*, 1992; CRIPPS & MILLER, 1993; TERMORSHUIZEN, 1991; VOGT & BLOOMFIELD, 1992). Sin embargo, la presencia de fructificaciones es indicativa de la presencia de las especies en el suelo, pero su ausencia no implica lo contrario. Estudios recientes han demostrado que los muestreos de fructificaciones no reflejan exactamente la estructura de la comunidad ectomicorrícica presente en el suelo (DURALL *et al.*, 1999; DAHLBERG *et al.*, 1997; GARDES & BRUNS, 1996; JONSSON *et al.*, 2000; KÅRÉN & NYLUND, 1997; PETER *et al.*, 2001b; VAN DER HEIJDEN *et al.*, 1999).

Por ello, si se quiere obtener una visión global de la comunidad ectomicorrícica en un ambiente determinado será necesario estudiar la comunidad en conjunto, es decir, tanto fructificaciones como micorrizas. Pero antes de nada es importante tener claro el concepto de diversidad. Según MAGURRAN (1989) la diversidad de una comunidad se mide utilizando dos parámetros: la riqueza específica, que es el número de especies de la comunidad y la heterogeneidad de la comunidad, que es una medida de la abundancia de cada especie en la comunidad. TAYLOR (2002) indica que es necesario destacar que existe riqueza de especies aparentes y de especies crípticas. La riqueza de especies aparentes es la que podemos detectar en campo en un momento concreto y con un esfuerzo de muestreo determinado. Las especies crípticas son aquellas que están el límite de detección del estudio, bien porque permanecen poco tiempo en el sistema o porque lo hacen en forma de propágulos (esporas o esclerocios). Estas especies pueden convertirse en aparentes después de cambios en la abundancia de otras especies, o en caso de los propágulos, después de una perturbación. En el caso concreto de la comunidad ectomicorrícica, existen especies muy abundantes en las raíces que han sido pasadas por alto debido a que forman fructificaciones inconspicuas, como es el caso de los Ascomycetes, los hongos corticioides o los teleforoides (ERLAND *et al.*, 1999; GARDES & BRUNS, 1996; JONSSON *et al.*, 1999b; PETER *et al.*, 2001a)

Actualmente, la mayor parte de los datos de los que se dispone de la comunidad ectomicorrícica en su conjunto pertenecen a estudios realizados en el norte de Europa y de América (DURALL *et al.*, 1999; JONSSON *et al.*, 2000; PETER *et al.*, 2001b), con coníferas como simbionte arbóreo, y son prácticamente inexistentes los realizados en frondosas en la región Mediterránea (RICHARD *et al.*, 2003).

En el presente trabajo se ha estudiado la comunidad ectomicorrícica de un carrascal maduro (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp.) muestreando tanto fructificaciones como ectomicorrizas. Los objetivos del estudio son: (i) caracterizar las fructificaciones de hongos ectomicorrícicos presentes en el área de estudio, (ii) caracterizar, mediante métodos

morfológicos y anatómicos, las ectomicorrizas presentes en el área de estudio, y (iii) relacionar la diversidad de ectomicorrizas con la de fructificaciones.

MATERIAL Y MÉTODOS

El área de estudio es el carrascal de la Reserva Natural del Monte del Conde (*Quercus ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp.) (30TXN1313), propuesta para integrar la Red Natura 2000. La zona posee suelos básicos, con areniscas y arcillas. El sotobosque está compuesto por *Rhamnus alaternus* L., *Ruscus aculeatus* L., *Ligustrum vulgare* L. y *Rubia peregrina* L., entre otras especies.

Para llevar a cabo el estudio se ha seleccionado un área de 15 x 15 m dividida en 25 cuadrículas de 3 x 3 m. En otoño de 2003 se realizaron salidas semanales para la recolección y posterior identificación de fructificaciones. En diciembre 2003 se realizó una salida para la recolección de fructificaciones de hongos resupinados (ej. *Tomentella* spp.), examinando las superficies de hojas y ramas caídas. Así mismo, se realizó una salida para la recolección de ectomicorrizas. Se extrajo una muestra de cada cuadrícula de 3 x 3 m utilizando un cilindro de extracción de suelo de 10 x 4 cm. Una vez en el laboratorio, las raíces se separaron pasando las muestras por dos tamices de 1.7 mm y 0.7 mm de luz respectivamente. Posteriormente se caracterizaron los tipos ectomicorrícicos siguiendo la metodología de AGERER (1987-2002) y, cuando fue posible, se identificaron por comparación morfológica y anatómica con descripciones publicadas (AGERER, 1987-2002; AGERER & RAMBOLD, 1998; AGERER *et al.*, 1996-2002; GOODMAN *et al.*, 1996-2000; INGLEBY *et al.*, 1990). Los nombres y números otorgados a los tipos no identificados hasta nivel de especie no son consecutivos debido a que dentro del grupo investigador se utiliza la misma nomenclatura y los tipos no incluidos aquí han sido encontrados en otras áreas de estudio o por otros investigadores del grupo (CLAVERÍA *et al.*, 2003; DE ROMÁN, 2003).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Fructificaciones

Se han recolectado un total de 374 fructificaciones de hongos ectomicorrícicos, pertenecientes a 52 táxones, distribuidos en 12 géneros: *Clavulina*, *Cortinarius*, *Entoloma*, *Hebeloma*, *Hygrophorus*, *Inocybe*, *Lactarius*, *Pseudotomentella*, *Russula*, *Tomentella*, *Tomentellopsis* y *Tricholoma*. Tres especies suponen más del 50% de las fructificaciones encontradas. Este es un patrón común para casi la totalidad de ecosistemas y grupos taxonómicos, en los que existe una relación inversa entre la abundancia y la rareza de especies (DAHLBERG *et al.*, 1997; GARDES & BRUNS, 1996; PETER *et al.*, 2001a) (Fig. 1). Sin embargo, según indican HORTON & BRUNS (2001), para caracterizar una comunidad no basta con datos de abundancia (nº individuos de una especie / nº total de individuos x 100), sino que son necesarios datos de frecuencia (nº de cuadrículas o cilindros en los que aparece una especie / nº total de cuadrículas o cilindros), ya que abundancia y frecuencia miden aspectos diferentes de la autoecología de las especies. Las medidas de frecuencia favorecen a las especies que son comunes, aunque contribuyan poco al número total de individuos, mientras que las medidas de abundancia favorecen a las especies que forman agregados, aunque el hongo aparezca de manera infrecuente.

Las especies dominantes en la comunidad son, *Clavulina cinerea* (Fr.) Schroet. (37.3%), *Entoloma rhodopolium* (Fr.) Kumm. (8%), *Tricholoma scalpturatum* (Fr.) Qué. (5.9%) e *Hygrophorus russula* (Schff.: Fr.) Qué. (5.4%), que además de ser las más abundantes, son también las más frecuentes, apareciendo por lo menos en 4 de las 25 cuadrículas. Respecto a los géneros, *Clavulina* es el más abundante (39.3%), seguido de *Cortinarius* (19.5%). *Tricholoma*, *Entoloma* y *Russula* son así mismo géneros bien

representados en el área. Cabe destacar que la abundancia del género *Clavulina* es debida mayoritariamente a la presencia de la especie *Clavulina cinerea* (Fr.) Schroet., mientras que la del género *Cortinarius* se debe al elevado número de especies de este género encontradas, resultado que concuerda con el de JUMPPONEN *et al.* (1999) y con el de PETER *et al.* (2001b).

Es importante destacar la abundancia de los hongos resupinados de la familia Thelephoraceae recolectados (4.3%), que pertenecen a los géneros *Tomentella*, *Pseudotomentella* y *Tomentellopsis*. Estas son fructificaciones de hongos que normalmente pasan desapercibidos en esta clase de estudios debido a sus inconspicuas fructificaciones. Sin embargo, son hongos abundantes que se distribuyen por todo el planeta, aunque la mayor riqueza específica se da en bosques templados de coníferas y frondosas (KÖLJALG, 1996). En la Península Ibérica se han citado al menos un total de 37 especies de los géneros *Tomentella*, *Pseudotomentella* y *Tomentellopsis* (MELO *et al.*, 1998, 2000, 2002, 2003).

Micorrizas

Se aportan los resultados obtenidos para 10 de los 25 cilindros de tierra extraídos, por lo que los datos aquí mostrados hacen referencia exclusiva a las micorrizas encontradas en esos cilindros.

Según indica TAYLOR (2002), la cuantificación de las micorrizas implica una serie de retos, dado que puede ser que los distintos ápices de una misma especie en una muestra estén colonizados por el mismo individuo. Normalmente los hongos colonizan puntos aislados a lo largo del sistema radical, y proliferan localmente por reproducción vegetativa. Por lo tanto, en este caso estamos contabilizando el mismo individuo más de una vez. A pesar de ello, y dado que por el momento es muy difícil llegar a distinguir individuos, los resultados se presentarán en función de los ápices de cada especie analizados.

Se han estudiado un total de 1151 ápices, agrupados en 41 tipos, 3 de los cuales han sido identificados hasta nivel de especie: *Cenococcum geophilum* Fr., *Tuber borchii* Vitt. y *Tomentella galzinii* Bourdot. Seis hasta nivel de género: *Genea1*, *Genea2*, *Hebeloma-Cortinarius*, *Lactarius2*, *Tricholoma* y *Tuber2*. Uno hasta familia: *Gomphidiaceae*. Trece tipos no han sido identificados, pero poseen características típicas de los hongos de la familia Thelephoraceae. De los 18 tipos restantes no existen indicios acerca de la identidad del hongo que los forma.

Al igual que reflejan otros trabajos, y como ocurre con las fructificaciones, existe una relación inversa entre la abundancia y la rareza de especies (Fig. 2) (GEHRING *et al.*, 1998; JONSSON *et al.*, 1999a y b; STENDELL *et al.*, 1999). *Cenococcum geophilum* Fr., *Hebeloma-Cortinarius*, tipo 55 y tipo 41 son las especies dominantes, porque son tanto abundantes como frecuentes. Es importante destacar que *Cenococcum geophilum* Fr. es la especie más abundante (30.5%) y la más frecuente, dado que aparece en todos los cilindros. Es una especie cosmopolita que domina la comunidad ectomicorrícica de bosques árticos, templados y subtropicales (LOBUGLIO, 1999). Así mismo, ha sido citada como la especie más abundante en otros trabajos realizados en la zona mediterránea (CLAVERÍA *et al.*, 2003; DE ROMAN & DE MIGUEL, 2005). Los tipos 64, 69 y *Tuber borchii* Vitt. son más importantes por su frecuencia que por su abundancia, lo que indica que son especies comunes y dispersas, pero que colonizan relativamente pocos ápices. *Lactarius2*, tipo 43 y tipo 66 son especies que forman agregados y contribuyen ampliamente en biomasa apareciendo en un número pequeño de muestras. Entre las especies dominantes se encuentran aquellas que forman fructificaciones resupinadas, como las de la familia Thelephoraceae, cuya abundancia supone un 17.5% del total. La dominancia de las especies resupinadas en los sistemas radicales ha sido citada en un amplio número de trabajos de la comunidad ectomicorrícica con varios simbiontes arbóreos en diferentes partes del mundo (DAHLBERG *et al.*, 1997;

GARDES & BRUNS, 1996; PETER *et al.*, 2001b; RICHARD *et al.*, 2003; STENDELL *et al.* 1999; TAYLOR & BRUNS, 1999).

Comparación fructificaciones y micorrizas

Se han seleccionado las 10 cuadrículas en las que se han estudiado las micorrizas en detalle. Tal y como indican VAN DER HEIJDEN *et al.* (1999), los tipos micorrícicos son más asimilables a géneros que a especies, por lo que la comparación entre fructificaciones y micorrizas se ha hecho en función de los géneros, con excepción de la familia Thelephoraceae (Fig. 3). Solamente tres géneros y los hongos de la familia Thelephoraceae han sido recolectados en forma de fructificación y de micorriza. Así como reflejan otros trabajos, *Cortinarius* es el género más abundante que fructifica en el área, pero al igual que sucede con *Tricholoma*, su porcentaje de micorrización es muy bajo (DAHLBERG *et al.*, 1997; GARDES & BRUNS, 1996; TAYLOR, 2002). *Lactarius* y los hongos teleforoides son poco abundantes como fructificaciones, mientras que como micorrizas están bien representados. *Hygrophorus* y *Russula* son especies abundantes en forma de fructificación, pero sin embargo, no se han identificado micorrizas pertenecientes a estos dos géneros. Su ausencia en este muestreo podría deberse a que sus micorrizas fueran efímeras en el ecosistema, perteneciendo así al grupo de especies crípticas. A pesar de haber identificado micorrizas de la familia *Gomphidiaceae* en el área, no se ha recolectado ninguna fructificación de esta familia.

HORTON & BRUNS (2001), indican que éste es un patrón común para las comunidades ectomicorrícicas, dado que normalmente, la mayor parte de especies que fructifican abundantemente en un lugar no se observan abundantemente como micorrizas, y la mayor parte de especies encontradas bajo tierra no están bien representadas como fructificaciones, para un área de muestreo determinada. Los distintos patrones de fructificación de los hongos podrían explicarse por sus distintas estrategias adaptativas. Por ejemplo, especies que son abundantes en las raíces pero que raramente fructifican, o que lo hacen con una abundancia muy baja, puede que inviertan más en el crecimiento vegetativo y en la competición que en la reproducción (GARDES & BRUNS, 1996). Según esta hipótesis, las especies que fructifican de manera abundante y raramente colonizan las raíces, son competidoras vegetativas débiles.

Así mismo, muchos tipos no pueden ser comparados debido a que existe un gran número de micorrizas no identificadas, o porque algunos tipos pertenecen a hongos que no llegan a fructificar (*Cenococcum geophilum* Fr.) o que lo hacen de manera hipógea (*Genea*, *Tuber*). A pesar de esto, y al igual que en otros trabajos, se observa un desequilibrio entre las especies que fructifican y las que aparecen exclusivamente en forma de micorriza (DURALL *et al.*, 1999; GARDES & BRUNS, 1996; JONSSON *et al.*, 2000). Esto confirma la importancia de muestrear tanto fructificaciones como ectomicorrizas para poder conseguir estimaciones precisas de la comunidad ectomicorrícica en los ecosistemas forestales.

BIBLIOGRAFÍA

- AGERER, R.; 1987-2002. *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Einhorn-Verlag. Munich.
- AGERER, R. & RAMBOLD, G.; 1998. DEEMY, a DELTA-based system for characterization and DETERMINATION of EctoMYcorrhizae. Version 1.1.
- AGERER, R.; DANIELSON, R.M.; EGLI, S.; LUOMA, D. & TREU, R.; (eds.). 1996-2002. *Descriptions of Ectomycorrhizae 1-5*. Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- ALLEN, M.F.; 1991. *The Ecology of Mycorrhizae*. Cambridge University Press. Cambridge. 184 pp.

- BRUNNER, I.; BRUNNER, F. & LAURSEN, G.A.; 1992. Characterisation and comparison of macrofungal communities in an *Alnus tenuifolia* and an *Alnus crispa* forest in Alaska. *Can. J. Bot.* 70: 1247-1258.
- BRUNS, T.D.; 1995. Thoughts on the processes that maintain local species diversity of ectomycorrhizal fungi. *Plant Soil.* 170: 63-73.
- CLAVERÍA, V.; DE MIGUEL, A.M. & DE ROMÁN, M.; 2003. Comparison of the post-fire dynamics of the ectomycorrhizal community in two *Quercus ilex* stands in northern Spain. *Publ. Bio. Univ. Navarra, Ser. Bot.* 15: 19-30.
- COPLEY, J.; 2000. Ecology goes underground. *Nature.* 406: 452-454.
- CRIPPS, C. & MILLER, O.K. JR.; 1993. Ecto-mycorrhizal fungi associates with aspen on three sites in the north-central Rocky Mountains. *Can. J. Bot.* 71: 1414-1420.
- DAHLBERG, A.; 2001. Community ecology of ectomycorrhizal fungi: an advancing interdisciplinary field. *New Phytol.* 150: 555-562.
- DAHLBERG, A.; JONSSON, L. & NYLUND, J.E.; 1997. Species diversity and distribution of biomass above- and below-ground among ectomycorrhizal fungi in an old-growth Norway spruce forest in south Sweden. *Can. J. Bot.* 75: 1323-1335.
- DE ROMÁN, M.; 2003. *Las ectomicorrizas de Quercus ilex subsp. ballota y su dinámica post-incendio en una zona potencialmente trufera.* Tesis doctoral (inérita). Departamento de Botánica, Universidad de Navarra. 488pp.
- DE ROMAN, M. & DE MIGUEL, A.M.; 2005. Post-fire, seasonal and annual dynamics of the ectomycorrhizal community in a *Quercus ilex* L. forest over a three year period. *Mycorrhiza* (in press).
- DURALL, D.M.; JONES, M.D.; WRIGHT, E.F.; KROEGER, P. & COATES, K.D.; 1999. Species richness of ectomycorrhizal fungi in cutblocks of different sizes in the Interior Cedar-Hemlock forest of northwestern British Columbia: sporocarps and ectomycorrhizae. *Can. J. For. Res.* 29(9): 1322-1332.
- ERLAND, S.; JONSSON, T.; MAHMOOD, S.; FINLAY, R.; 1999. Below-ground ectomycorrhizal community structure in two *Picea abies* forests in southern Sweden. *Scand. J. For. Res.* 14: 209-217.
- GARDES, M. & BRUNS, T.D.; 1996. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views. *Can. J. Bot.* 74: 1572-1583.
- GHERING, C.; THEIMER, T.; WHITHAM, T. & KEIM, P.; 1998. Ectomycorrhizal fungal community structure of pinyon pines growing in two environmental extremes. *Ecology.* 79: 1572-1583.
- GOODMAN, D.M.; DURALL, D.M.; TROFYMOW, J.A. & BERCH, S.M.; 1996-2000. *A manual of concise descriptions of North American ectomycorrhizae.* Mycologue Publications, British Columbia.
- HORTON, T.R. & BRUNS, T.D.; 2001. The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black-box. *Mol. Ecol.* 10: 1855-1871.
- INGLEBY, K.; MASON, P.A.; LAST, F.T. & FLEMING, L.V.; 1990. *Identification of ectomycorrhizas.* ITE research publication n° 5. HMSO. 112 pp.
- JONSSON, L.; DAHLBERG, A. & BRANDRUD, T.E.; 2000. Spatiotemporal distribution of an ectomycorrhizal community in an oligotrophic Swedish *Picea abies* forest subjected to experimental nitrogen addition: above- and below- ground views. *For. Ecol. Manage.* 132: 143-156.
- JONSSON L.; DAHLBERG, A.; NILSSON, M.C.; KÅRÉN, O. & ZACKRISSON, O.; 1999a. Continuity of ectomycorrhizal fungi in self-regenerating boreal *Pinus sylvestris* forests studied by comparing mycobiont diversity on seedlings and mature trees. *New Phytol.* 142: 151-162.

- JONSSON, L.; DAHLBERG, A.; NILSSON, M.C.; ZACKRISSON, O. & KÅRÉN, O.; 1999b. Ectomycorrhizal fungal communities in late-successional Swedish boreal forest and composition after wild fire. *Mol. Ecol.* 8: 205-217.
- JUMPPONEN, A.; TRAPPE, J.M. & CÁZARES, E.; 1999. Ectomycorrhizal fungi in Lyman Lake Basin: a comparison between primary and secondary successional sites. *Mycologia.* 91(4): 575-582.
- KÅRÉN, O. & NYLUND, J.E.; 1997. Effects of ammonium sulfate on the community structure and biomass of ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce stand in southwestern Sweden. *Can. J. Bot.* 75: 1628-1642.
- KÕLJALG, U.; 1996. *Tomentella (Basidiomycota) and related genera in temperate Eurasia.* Synopsis Fungorum 9. Fungiflora. Oslo. 213pp.
- LOBUGLIO, K.F.; 1999. Cenococcum. In: J.W.G. Cairney & S.M. Chambers (eds.), *Ectomycorrhizal fungi. Key genera in profile:* 287-309. Springer-Verlag. Berlin.
- MAGURRAN, A.E.; 1989. *Diversidad ecológica y su medición.* Vedral. Barcelona. 200 pp.
- MELO, I.; SALCEDO, I. & TELLERÍA, M.T.; 1998. Contribution to the knowledge of tomentelloid fungi in the Iberian Peninsula. *Folia Cryptog. Estonica.* 33: 77-84.
- MELO, I.; SALCEDO, I. & TELLERÍA, M.T.; 2000. Contribution to the knowledge of tomentelloid fungi in the Iberian Peninsula II. *Karstenia*, 40: 93-101.
- MELO, I.; SALCEDO, I. & TELLERÍA, M.T.; 2002. Contribution to the knowledge of tomentelloid fungi in the Iberian Peninsula III. *Nova Hedwigia.* 74(3-4): 387-404.
- MELO, I.; SALCEDO, I. & TELLERÍA, M.T.; 2003. Contribution to the knowledge of tomentelloid fungi in the Iberian Peninsula IV. *Nova Hedwigia.* 77(3-4): 287-307.
- MOLINA, R.; MASSICOTTE, H. & TRAPPE, J.M.; 1992. Specificity phenomena in mycorrhizal symbioses: Community-Ecological consequences and practical implications. In: M.F. Allen (ed.), *Mycorrhizal functioning and integrative plant-fungal process:* 357-423. Chapman and Hall. New York.
- PETER, M.; AYER, F. & EGLI, S.; 2001a. Nitrogen addition in a Norway spruce stand alters macromycete sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition. *New Phytol.* 149: 311-325.
- PETER, M.; AYER, F.; EGLI, S. & HONEGGER, R.; 2001b. Above and below-ground community structure of ectomycorrhizal fungi in three Norway spruce (*Picea abies*) stands in Switzerland. *Can. J. Bot.* 79: 1134-1151.
- READ, D.; 1998. Plants on the web. *Nature.* 396: 22-23.
- RICHARD, F.; MOREAU, P.A.; SELOSSE, M.A. & GARDES, M.; 2003. Ectomycorrhizal fungi diversity in an old-growth sclerophyllous evergreen forest dominated by *Quercus ilex* (holm oak): above- and below-ground patterns and impact of small-scale canopy gaps on species diversity. *Proceedings of the 4th International Conference on Mycorrhizas.* Montreal, Agosto 2003. Póster 209.
- SMITH, S.E. & READ, D. J.; 1997. *Mycorrhizal symbioses.* 2nd ed. Academic Press. Londres. 605pp.
- STENDELL, E.R.; HORTON, T.R. & BRUNS, T.D.; 1999. Early effects of prescribed fire on the structure of the ectomycorrhizal fungus community in a Sierra Nevada ponderosa pine forest. *Mycol. Res.* 103: 1353-1359.
- TAYLOR, A.F.S.; 2002. Fungal diversity in ectomycorrhizal communities: sampling effort and species detection. *Plant Soil.* 244: 19-28.
- TAYLOR, D.L. & BRUNS, T.D.; 1999. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: minimal overlap between the mature forest and resistant propagule communities. *Mol. Ecol.* 8: 1837-1850.
- TERMORSHUIZEN, A.J.; 1991. Succession of mycorrhizal fungi in stands of *Pinus sylvestris* in the Netherlands. *J. Veg. Sci.* 2: 555-564.

- VAN DER HEIJDEN, E.W.; DE VRIES, F.W. & KUYPER, T.W.; 1999. Mycorrhizal associations of *Salix repens* L. communities in succession of dune ecosystems. I. Above-ground and below-ground views of ectomycorrhizal fungi in relation to soil chemistry. *Can. J. Bot.* 77: 1821-1832.
- VAN DER HEIJDEN, M.G.A.; KLIRINOMOS, J.N.; URSIC, M.; MOUTOGLIS, P.; STREITWOLF-ENGEL, R.; BOLLER, T.; WIEMKEN, A. & SANDERS, I.R.; 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature.* 396: 69-72.
- VOGT, K.A. & BLOOMFIELD, J.; 1992. Sporocarp production by basidiomycetes with emphasis on forest ecosystems. In: G.C. Carroll & D.T. Wicklow (eds.), *The fungal community*: 563-581. Marcel Dekker. New York.

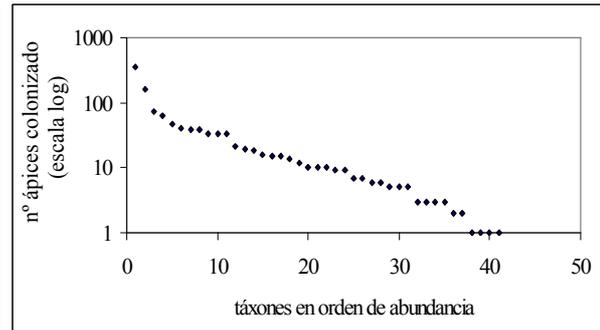
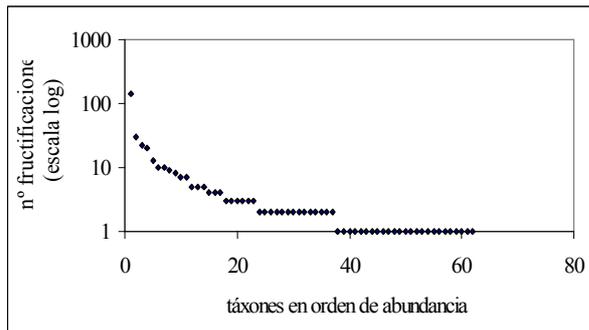


Figura 1: patrón de la distribución de la abundancia de las fructificaciones.

Figura 2: patrón de la distribución de la abundancia de las micorrizas.

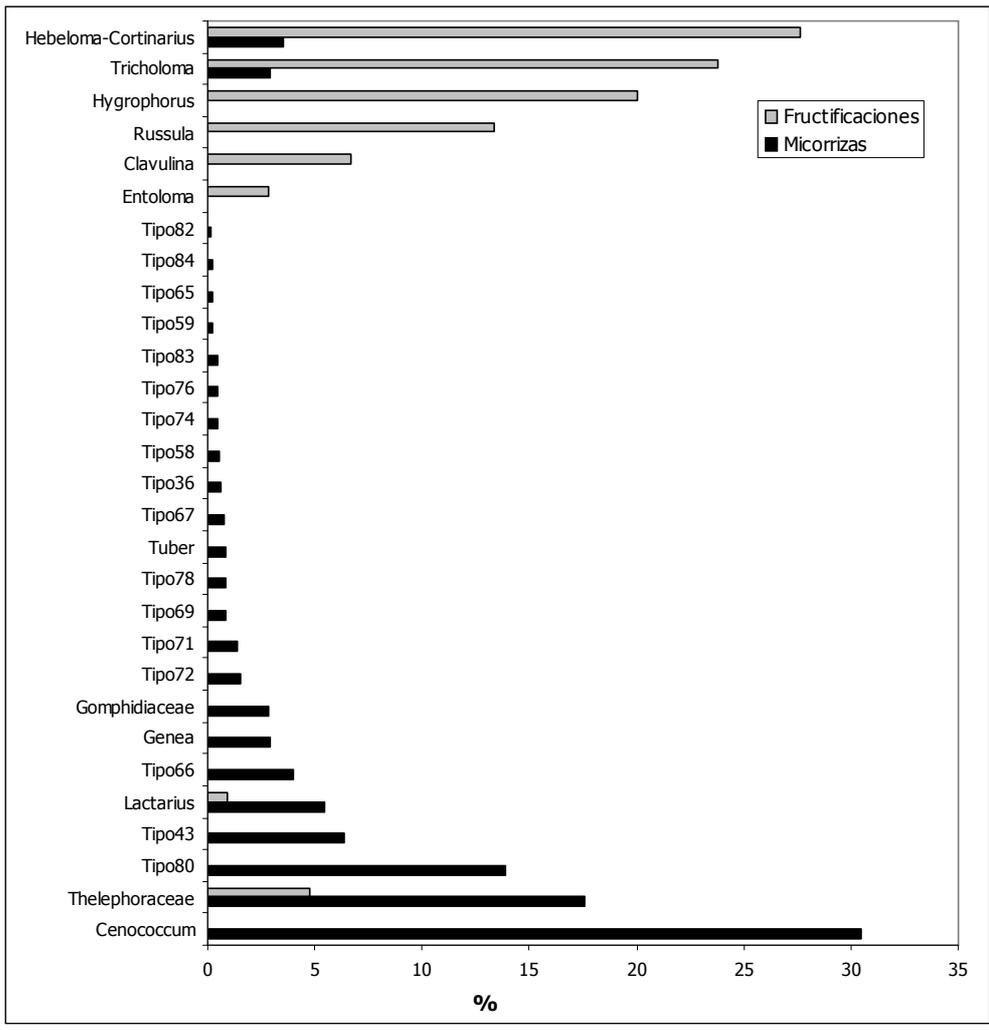


Figura 3: Comparación de la abundancia de micorrizas y fructificaciones.