

MICORRIZAS

I. Alvarez Fernandez

Dpto. Patología Vegetal. Centro de Cabrils. Institut de Recerca i Tecnologia Agroalimentàries.
08348 CABRILS (Barcelona)

Resumen

Las micorrizas son simbiosis entre las raíces de las plantas y hongos. Son los órganos responsables de la absorción de agua y nutrientes para la planta. Entre otros beneficios que aportan a la planta están la producción de sustancias reguladoras del crecimiento y la protección de las raíces contra los patógenos. El conocimiento sobre las ectomicorrizas se puede aplicar a incrementar la sobrevivencia y el crecimiento de las plantas en repoblaciones forestales. Otra importante aplicación es la producción de carpóforos de hongos comestibles.

P.C.: Simbiosis, Repoblación, Nutrición, Setas

Abstract

Mycorrhizae are the symbiosis between roots of plants and fungi. They are the organs responsible for water and nutrient uptake when plants grow under natural conditions. Among other benefits they apport to the plant are the production of growth regulating substances and the protection of roots against pathogens. Knowledge on ectomycorrhizae can be applied to increase seedling performance in reforestation sites. The production of edible fungi is another important practical application of this symbiosis.

K.W.: Symbiosis, Reforestation, Plant nutrition, Mushrooms

INTRODUCCION

Las micorrizas son asociaciones simbióticas entre las raíces de las plantas vasculares y hongos especializados. Desde su descripción en 1885 por FRANK se reconocen siete tipos de micorrizas: ectomicorrizas, vesículo-arbusculares, ectendo-micorrizas, arbutoides, ericoides, monotropoides y orquidaceas.

Estos tipos se diferencian entre sí por las características morfológicas de la infección y por los táxones de plantas y de hongos implicados (HARLEY & SMITH, 1983). De todos ellos los de mayor importancia económica son las ectomicorrizas y las micorrizas vesículo-arbusculares (MVA).

Las MVA son las más ubícuas y universales, estimándose que el 90 por 100 de las 300.000 especies de plantas vasculares conocidas presentan éste tipo de micorrizas. (KENDRICK & BERCH, 1985). La estimación global para las plantas con hábito ectomicorrícico se sitúa entre 3 y 5 por 100 incluyendo todas las especies de las familias *Pinaceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Salicaceae* y *Tiliaceae* así como muchos miembros de las *Ericaceae*,

Juglandaceae, Leguminosae, Myrtaceae y Rosaceae (MEYER, 1973).

Los hongos formadores de MVA son todos miembros de los Ficomycetos. Los hongos formadores de ectomicorizas son mayoritariamente miembros de los Asco- y Basidiomicetos. Se calcula que existen unas 5.000 especies fúngicas asociadas a las 2.000 especies forestales existentes en el mundo (MARX & SHAFER, 1989). En suelos forestales los hongos obtienen sus nutrientes orgánicos de la planta, no pudiendo completar su ciclo biológico en ausencia de la asociación con las raíces (MARX & CORDELL, 1989).

FUNCIONES DE LOS HONGOS MICORRICICOS

Las aportaciones del hongo a la planta son diversas destacando por su importancia: la absorción de agua y nutrientes, la producción de reguladores de crecimiento y la protección de las raíces contra patógenos.

Absorción de agua y nutrientes.

El factor de mayor importancia en la productividad forestal es la disponibilidad de agua en las raíces de los árboles. El déficit hídrico aumenta el flujo de carbohidratos a las raíces, reduce la tasa de fotosíntesis y modifica la tolerancia del árbol a los ataques de insectos y patógenos así como su capacidad competitiva (NAMBIAR, 1983; TESKEY & HINCKLEY, 1986).

Cuando una raíz se transforma en micorriza su capacidad absorptiva se incrementa. Las micorizas suelen tener mayor diámetro que las raíces no infectadas y frecuentemente están ramificadas por lo que aumenta la superficie absorptiva total. Adicionalmente el micelio del hongo se extiende en el suelo facilitando la absorción de agua y nutrientes. La colonización del suelo por las hifas del hongo puede ser intensa, habiéndose medido hasta 4 m de hifas en 1 cm³ de suelo (TRAPPE & FOGEL, 1977) y pudiendo extenderse el hongo hasta 5 m de distancia de la raíz mas próxima (SCHRAMM, 1966).

Como resultado directo de esta extensa colonización del suelo las plantas ectomicorrícicas que crecen en suelos de baja fertilidad generalmente tienen un contenido de elementos minerales por unidad de peso seco más alto que las plantas no micorrícicas (KROPP y LANGLOIS 1990). Han sido descritos incrementos en la absorción de N, P, K, Ca, Na, Mg, Fe, Cl y otros elementos (BOWEN, 1973; HARLEY & SMITH, 1983).

Las investigaciones realizadas en búsqueda de hongos ectomicorrícicos que permitan a las plantas tolerar mejor las condiciones de sequía han dado resultados muy variables, relacionados con el efecto que la presencia de distintos hongos tiene sobre el metabolismo de las plantas (COLEMAN & cols., 1990). Se ha observado que los hongos ectomicorrícicos formadores de rizomorfos, o de acordonamientos miceliales, están frecuentemente asociados con una mayor tolerancia de las plantas a la sequía (DIXON & cols., 1983; PARKE & cols., 1983; THEODOROU & BOWEN, 1970). Experimentalmente se ha podido probar que los rizomorfos transportan agua (DUDDRIDGE & cols., 1980) así como fósforo y zinc (BOWEN, 1973; SKINNER & BOWEN, 1974). La resistencia a la sequía en las plantas micorrizadas ha sido relacionada con el mejor estado nutritivo de las plantas, sobre todo con su mejor contenido de P y K (LEHTO, 1992). Aun queda como objetivo de futura investigación discernir si la presencia de las micorizas tiene un efecto directo en la resistencia a la sequía de las plantas o el efecto se ejerce indirectamente, a través de cambios fisiológicos en las plantas micorrizadas.

Producción de reguladores de crecimiento.

De gran importancia fisiológica para la planta es la producción de hormonas y otros metabolitos secundarios por los hongos ectomicorrícicos. Las hormonas controlan los distintos

procesos de desarrollo de las plantas afectando profundamente la movilización de nutrientes, la iniciación, suberización y estructura de las raíces, el geotropismo del sistema radicular, la iniciación del crecimiento después de la parada invernal y otros muchos procesos fisiológicos. Los hongos ectomicorrícicos producen auxinas, citoquininas, giberelinas, vitaminas del grupo B (SLANKIS, 1973) y etileno (GRAHAM & LINDERMAN, 1980). La interacción de las hormonas producidas por el hongo con las endógenas, producidas por la planta, hace que el comportamiento de las plantas micorrizadas sea diferente al de las plantas no micorrizadas aunque los mecanismos por los que estas diferencias se implementan no sean conocidos en profundidad.

Protección de las raíces contra patógenos.

Es conocido que las micorrizas protegen a la planta contra los patógenos de las raíces. Los patógenos que han sido más estudiados son aquellos que atacan a las raíces tróficas y se encuentran frecuentemente en los suelos de los viveros forestales: *Pythium*, *Phytophthora*, *Fusarium* y *Rhizoctonia*.

Los mecanismos por los que las ectomicorrizas protegen a las raíces han sido agrupados por MARX (1973) en varias categorías según su forma de acción: barrera física, producción de antibióticos o de compuestos fungistáticos y alteraciones en las poblaciones microbianas o en los exudados existentes en la micorrizosfera.

Las alteraciones que la presencia de las micorrizas induce en el estado nutritivo y fisiológico de la planta también puede modificar la susceptibilidad de la misma a los ataques de los patógenos.

La protección que un hongo ectomicorrícico determinado puede ofrecer varía según la planta simbiote, según el patógeno y depende de las condiciones ambientales por lo que las interacciones entre planta-hongo ectomicorrícico y patógeno necesitan estar muy bien definidas para unas condiciones ambientales determinadas antes de que un sistema de control biológico del patógeno pueda ser implementado como práctica cultural rutinaria.

APLICACIONES PRACTICAS DE LAS ECTOMICORRIZAS

En los ecosistemas forestales de la zona templada la sucesión de especies hacia el climax varía desde la preponderancia de hongos micorrícicos VA, asociados con plantas herbáceas y arbustivas, hasta la preponderancia de hongos ectomicorrícicos, asociados con coníferas y caducifolias (ROSE, 1980). En las especies forestales se percibe una graduación en la dependencia de la planta de su simbiote fúngico, existiendo géneros obligadamente ectomicorrícicos y géneros flexibles, capaces de formar micorrizas VA o ectomicorriza dependiendo de las condiciones de crecimiento. Entre los géneros obligadamente ectomicorrícicos se encuentran: *Abies*, *Cedrus*, *Carpinus*, *Fagus*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Tsuga*, *Pseudotsuga* y muchas especies de *Quercus* (MEYER, 1973). Entre los géneros flexibles, capaces de formar ectomicorrizas o micorrizas VA, se encuentran: *Alnus* (ROSE, 1980), *Cupressus* (MEYER, 1973), *Eucalyptus* (LAPEYRIE & CHILVERS, 1985; MALAJCZUK & cols., 1981), *Populus* (VOZZO & HACSKAYLO, 1974), *Prunus*, *Pyrus*, *Salix* (MEYER, 1973) y *Quercus* (GRAND, 1969). En este grupo se encuentran las especies pioneras e iniciadoras de la sucesión de especies en el bosque (MEYER, 1973).

Estas consideraciones ecológicas tienen implicaciones prácticas en la elección de especies para repoblación. La introducción de una especie obligadamente ectomicorrícica en una zona donde no exista inóculo ectomicorrícico natural conllevaría un alto riesgo en el éxito de la plantación, mientras que la introducción de una especie flexible evitaría el mismo. El inóculo de hongos MVA es ubicuo y universal, encontrándose prácticamente en cualquier

suelo (forestal o agrícola) que no haya sufrido un desastre natural o haya sido gravemente afectado por la actividad humana. El inóculo de hongos ectomicorrícicos no es universal existiendo regiones carentes de él, sobre todo en estepas y zonas tropicales.

Los fracasos experimentados en Puerto Rico en el establecimiento de plantaciones de *Pinus* en el periodo 1930-1960 ilustran la importancia de la necesidad de introducir inóculo con la especie arbórea si ésta es dependiente de la simbiosis y no existe inóculo natural en la zona de plantación (VOZZO & HACSKAYLO, 1971). Experiencias similares han sido descritas en muchos lugares del mundo (ver MIKOLA, 1973 & MARX, 1980).

Producción de planta para repoblación.

En los primeros intentos en la producción de planta inoculada para repoblación, en la década 1960-70, el inóculo se introducía en el vivero forestal en forma de suelo forestal, raíces, o planta inoculada (MIKOLA, 1973) aplicando el principio que "cualquier hongo micorrícico es mejor que ninguno". El peligro siempre latente de introducir con el inóculo bruto patógenos, así como la acumulación progresiva de información sobre el distinto efecto que diferentes hongos tenían sobre el crecimiento y la sobrevivencia de la planta llevó al proceso de selección de hongos ectomicorrícicos.

Los principios de la selección han sido descritos por TRAPPE (1977) considerándose buenos candidatos para su introducción en vivero aquellos hongos capaces de incrementar la sobrevivencia y el crecimiento de la planta en plantación, y que además son capaces de crecer satisfactoriamente en cultivo, sin perder viabilidad en el proceso de producción y manejo del inóculo.

El desarrollo de tecnología para la producción de inóculo se realizó inicialmente para el hongo *Pisolithus tinctorius* en una mezcla de turba y vermiculita (ver MARX, 1991). Mas recientemente se desarrolló en Francia el inóculo en forma de bolas de alginato (LE TACON & cols., 1985). Existen otras formas de aplicación de inóculo cuando éste consiste en esporas del hongo (ver MARX, 1991).

La prueba final sobre el comportamiento de la planta inoculada en vivero con hongos seleccionados frente a la no-inoculada se demuestra en el comportamiento en plantación de ambas, necesitándose realizar un seguimiento de la plantación durante varios años para determinar si existen efectos en la sobrevivencia y en el crecimiento de las plantas así como para discernir diferencias debidas a la estación de posibles diferencias arrastradas por las plantas desde el vivero.

Una revisión de las investigaciones realizadas a nivel mundial desde 1975 hasta 1988 sobre el comportamiento comparativo entre plantas inoculadas y no-inoculadas en plantaciones indica que solamente se han estudiado 50 especies de las que 40 pertenecen a la familia *Pinaceae* (31 *Pinus*, 4 *Picea*, 3 *Abies*, 1 *Pseudotsuga* y 1 *Tsuga*). Los hongos estudiados con seis o más especies de planta son solamente ocho: *Pisolithus tinctorius*, *Cenococcum geophilum*, *Hebeloma crustuliniforme*, *Laccaria bicolor*, *L. laccata*, *Suillus granulatus*, *S. luteus* y *Thelephora terrestris* (CASTELLANO, 1990). Las tendencias que se han detectado después de 2-5 años en plantación indican que la inoculación mejora el comportamiento en plantación preferentemente cuando las plantas son especies introducidas o cuando las estaciones son de muy baja calidad. Los mayores beneficios de la inoculación se detectan cuando las plantas tienen inicialmente altos niveles de colonización de las raíces por el hongo y éste permanece en el sistema radicular después del trasplante (TROFINOW, 1990).

Considerando que los hongos ectomicorrícicos asociados a una sola especie como el abeto-Douglas se estiman en 2000 (TRAPPE, 1977), la enorme variabilidad existente entre cepas de una única especie fúngica, el alto número de especies forestales y la variabilidad de las superficies a repoblar, se percibe que el interés en el desarrollo de la aplicación de las

micorrizas a la producción de planta para repoblación será creciente.

Producción de carpóforos.

Históricamente la primera aplicación práctica de las ectomicorrizas fué el desarrollo del cultivo de las trufas, realizándose inoculaciones de árboles incluso antes que la naturaleza de las micorrizas fuese descrita en el siglo XIX. Los trabajos realizados, sobre todo en Francia y en Italia, hacen que el cultivo y el manejo de los árboles para la producción de los carpóforos sea muy conocida (DELMAS, 1983; GRENTÉ & DELMAS, 1974; MANNOZZI, 1984). En España, a pesar de ser la producción nacional de trufas muy importante, la información disponible sobre la distribución de las distintas especies de *Tuber* está fragmentada, necesiándose realizar una labor de integración de la información que relacione la presencia de los hongos con parámetros de su hábitat a fin de poder tener mapas de distribución utilizables en truficultura. Aunque se han realizado trabajos en algunas localidades geográficas (RODRIGUEZ, 1989) todavía se carece de información experimental sobre el comportamiento de las plantas después del trasplante, las prácticas de manejo a implementar y datos sobre la producción de esporocarpos en las diversas zonas truferas españolas.

La sucesión de especies arbóreas es un fenómeno universalmente conocido. Como cabría suponer, entre las especies ectomicorrícicas fúngicas que ocurren en el suelo forestal existe también una sucesión, todavía poco conocida, de especies denominadas "early stage" hacia especies denominadas "late stage". Esta sucesión de especies se ve afectada por: los tipos de suelos, el vigor de los árboles, la retención de la hoja y la fertilización (MASON & cols., 1982; LAST & cols., 1984).

Los hongos seleccionados para su aplicación en la repoblación forestal suelen pertenecer al grupo "early stage" y están asociados a las fases juveniles del desarrollo de las especies forestales. Las especies de hongos ectomicorrícicos de interés gastronómico: *Boletus edulis*, *Amanita caesarea*, *Lactarius deliciosus*, etc. posiblemente son todos miembros del grupo "late stage" por lo que su potencial producción por medio de establecimiento de plantaciones con planta inoculada requiere aun mucho esfuerzo investigador antes de que sea posible su cultivo.

El desarrollo de prácticas silvícolas conducentes a la producción de carpóforos, es una línea de investigación que se desarrolla actualmente en Galicia y en Soria, con resultados esperanzadores (FERNANDEZ DE ANA & col., 1989).

Los carpóforos, tanto de hongos epígeos como hipógeos, también son buscados por los animales del bosque quienes pueden depender totalmente de ellos para su alimentación (TRAPPE & MASER, 1977).

BIBLIOGRAFIA

- BOWEN, G.D. (1973). Mineral nutrition of ectomycorrhizae. En: *Ectomycorrhizae: their ecology and physiology*, Marks, G.C., y Kozłowski, T.T. (eds.), Academic Press, New York, pp. 151-205.
- CASTELLANO, M. (1990). Outplanting performance of mycorrhizal inoculated seedlings: a review. En: *Proc. 8 North American Conf. on Mycorrhizae*, Jackson, Wyoming, p.49.
- COLEMAN, M.D.; BLEDSOE, C.S. y SMIT, B.A. (1990). Root hydraulic conductivity and xylem sap levels of zeatin riboside and abscisic acid in ectomycorrhizal Douglas fir seedlings. *New Phytol.* 115: 275-284.
- DELMAS, J. (1983). La truffe et sa culture, *Inst. Nat. Rech. Agric. París*, 55 pp.
- DIXON, R.K.; PALLARDY, S.G.; GARRETT, H.E., y COX, G.S. (1983). Comparative

- water relations of container-grown and bare-root ectomycorrhizal and non-mycorrhizal *Quercus velutina* seedlings. *Can. J. Bot.*, 61: 1559-1565.
- DUDDRIDGE, J.A.; MALIBARI, A.; y READ, D.J. (1980). Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. *Nature*. 287: 834-836.
- FERNANDEZ DE ANA MAGAN, F.J.; RODRIGUEZ, A. y RODRIGUEZ-FERNANDEZ R.J. (1989). A influencia dos tratamentos silvícolas na micetacion dos macromicetos. *Proc. III Congreso Luso-Galaico Macromicologia*.
- FRANK, B. (1885). Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 3: 128-145.
- GRAHAM, J.H.; y LINDERMAN, R.G. (1980). Ethylene production by ectomycorrhizal fungi *Fusarium oxysporum* f.sp. *pini* and by aseptically synthesized ectomycorrhizae and *Fusarium* infected Douglas-fir roots. *Can. J. Microbiol.*, 26: 1340-1347.
- GRAND, L.F. (1969). A beaded endotrophic mycorrhiza of northern and southern red oak. *Mycologia* 51: 408-409.
- GRENTÉ, J., y DELMAS, J. (1974). Perspectives pour une trufficulture moderne, 3rd ed., Clermont-Ferrand, *Ind. Nat. Rech. Agric. Stn. Pathol. Veg.*, 65 pp.
- HARLEY, J.L., y SMITH, S.E. (1983). *Mycorrhizal symbiosis*, Academic Press, London, 483 pp.
- KENDRICK, B. y BERCH S. (1985). Mycorrhizae: Applications in agriculture and forestry. En: C.W. Robinson (ed.), *Comprehensive biotechnology*, Pergamon Press, Oxford, 4: 109-152.
- KROPP, B.R. y LANGLOIS, C.G. (1990). Ectomycorrhizae in reforestation. *Can. J. For. Res.* 20: 438-451.
- LAPEYRIE, F.F. y CHILVERS, G.A. (1985). An endomycorrhiza-ectomycorrhiza succession associated with enhanced growth of *Eucalyptus dumosa* seedlings planted in a calcareous soil. *New Phytol.* 100: 93-104.
- LAST, F.T.; MASON, P.A.; INGLEBY, K., y FLEMING, L.V. (1984). Succession of fruitbodies of sheathing mycorrhizal fungi associated with *Betula pendula*. *For. Ecol. Manage.*, 9: 229-234.
- LE TACON, F.; JUNG, G.; MUNGIER, P.; MICHELOT, P. y MAUPERIN, C. (1985). Efficiency in a forest nursery of an ectomycorrhizal fungus inoculum produced in a fermentor and entrapped in polymeric gels. *Can. J. Bot.* 63: 1664-1668.
- LEHTO, T. (1992). Mycorrhizas and drought resistance of *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. I. In conditions of nutrient deficiency. II. In conditions of adequate nutrition. *New Phytol.* 122: 661-673.
- MALAJCZUK, N.; LINDERMAN, R.G.; KOUGH, J., y TRAPPE, J.M. (1981). Presence of vesicular-arbuscular mycorrhizae in *Eucalyptus* spp. and *Acacia* sp., and their absence in *Banksia* sp. after inoculation with *Glomus fasciculatus*. *New Phytol.*, 87: 567-572.
- MANNOZZI TORINI, L. (1984). *Il tartufo e la sua coltivazione*, Edagricole, Bologna, 98 pp.
- MARX, D.H. (1973). Mycorrhizae and feeder root disease. En: Marks, G.C., y Kozłowski, T.T. (eds), *Ectomycorrhizae: their ecology and physiology*, Academic Press, New York, pp. 351-382.
- MARX, D.H. (1980). Ectomycorrhizal fungus inoculations: a tool for improving forestation practices. En: Mikola, P. (ed.), *Tropical mycorrhiza research*, Oxford Univ. Press, Oxford, pp. 13-71.
- MARX, D.H. (1991). The practical significance of ectomycorrhizae in forest establishment. En: Ecophysiology of ectomycorrhizae of forest trees, *Proc. Marcus Wallenberg*

- Foundation No. 7., Stockholm, Suecia, pp. 54-90.
- MARX, D.H. y CORDELL C.E. (1989). The use of specific ectomycorrhizas to improve artificial forestation practices. *En: J.M. Whipps y R.D. Lumsden (eds), The biotechnology of fungi for improving plant growth*, British Mycological Society, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-25.
- MARX, D.H. y SHAFFER, S.R. (1989). Fungal and bacterial symbioses as potential biological markers of effects of atmospheric deposition on forest health. *En: Proc. National Research Council Workshop on Markers of Air Pollution Effects in Forests*, Wilacres Retreat, N.C. April 25-27, 1988, NRC, Washington D.C., pp. 217-232.
- MASON, P.A.; LAST, F.T.; PELHAM, J. y INGLEBY, K. (1982). Ecology of some fungi associated with and ageing stand of birches (*Betula pendula* and *B. pubescens*), *For. Ecol. Manage.* 4: 19-39.
- MEYER, F.H. (1973). Distribution of ectomycorrhizae in native and man-made forest. *En: Marks, G.C., y Kozlowski, T.T. (eds.), Ectomycorrhizae: their ecology and physiology*, Academic Press, New York, pp. 79-105.
- MIKOLA, P. (1973). Applications of mycorrhizal symbiosis in forestry practice. *En: Marks, G.C., y Kozlowski, T.T. (eds.), Ectomycorrhizae: their ecology and physiology*, Academic Press, New York, pp. 383-411.
- NAMBIAR, E.K.S. (1983). Root development and configuration in intensively managed radiata pine plantations. *Plant and Soil* 71: 37-47.
- PARKE, J.L.; LINDERMAN, R.G., y BLACK, G.H. (1983). The role of ectomycorrhizae in drought tolerance of Douglas-fir seedlings, *New Phytol.*, 95: 83-95.
- RODRIGUEZ BARREAL, J. A. (1989). Importancia de la micorrización artificial de diversas especies forestales españolas. *Bol. San. Veg. Plagas.* 15: 33-41.
- ROSE, S.L. (1980). Mycorrhizal associations of some actinomycete nodulated nitrogen-fixing plants, *Can. J. Bot.*, 58: 1449-1454.
- SCHRAMM, J.R. (1966). Plant colonization studies on black wastes from anthracite mining in Pennsylvania, *Trans. Am. Philos. Soc.* 56: 194 pp.
- SKINNER, M.F., y BOWEN, G.D. (1974). The uptake and translocation of phosphate by mycelial strands of pine mycorrhizas, *Soil. Biol. Biochem.*, 6: 53-56.
- SLANKIS, V. (1973). Hormonal relationships in mycorrhiza. *En: Marks, G.C., y Kozlowski, T.T. (eds), Ectomycorrhizae: their ecology and physiology*, Academic Press, New York, pp. 231-298.
- TESKEY, R.O. y HINCKLEY, T.M. (1986). Moisture: effects of water stress on trees. *En: T.C. Hennessey, P.M. Dougherty, S.V. Kossuth y J.D. Johnson (eds), Stress physiology and forest productivity*, M. Nijhoff Publ., Dordrecht, Holanda, pp. 9-33.
- THEODOROU, C., y BOWEN, G.D. (1970). Mycorrhizal responses of radiata pine in experiments with different fungi. *Aust. For.* 34: 183-191.
- TRAPPE, J.M. (1977). Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation in nurseries, *Ann. Rev. Phytopathol.*, 15: 203-222.
- TRAPPE, J.M.; y MASER, C. (1977). Ectomycorrhizal fungi: Interactions of mushrooms and truffles with beasts and trees. *En: Walters, T. (ed.), Mushrooms and man: a interdisciplinary approach to mycology*, Linn-Benton. Community Col., Albany, pp. 163-179.
- TRAPPE, J.M.; y FOGEL, R.D. (1977). Ecosystematic functions of mycorrhizae. *En: Marshall, J.K. (ed.), The belowground ecosystem: a synthesis of plant-associated processes*, Range Sci. Dep. Sci. Ser. No. 26, Colorado State Univ. Fort Collins. pp. 205-214.

- TROFYNOW, J.A. (1990). A review of outplanting trials with ectomycorrhizal conifer seedlings. En: *Proc. 8 North American Conf. on Mycorrhizae*, Jackson, Wyoming, p. 289.
- VOZZO, J.A.; y HACSKAYLO, E. (1971). Inoculations of *Pinus caribaea* with ectomycorrhizal fungi in Puerto Rico, *Forest Sci*, 17: 239-245.
- VOZZO, J.A. y HACSKAYLO, E. (1974). Endo-and ectomycorrhizal associations in five *Populus* species, *Bull. Torrey Bot. Club.*, 101: 182-186.