



EL HUITLACOCHÉ

ALIMENTO PREHISPÁNICO VIGENTE EN MÉXICO

HISTORIA, APROVECHAMIENTO Y TÉCNICAS DE PRODUCCIÓN

José Cruz Salazar-Torres

Alonso Méndez-López

Rogelio Álvarez-Hernández

Miriam Sánchez-Vega

Universidad Autónoma Chapingo • Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro

El Huitlacoche

ALIMENTO PREHISPÁNICO
VIGENTE EN MÉXICO

Historia, Aprovechamiento
y Técnicas de Producción

El Huitlacoche

ALIMENTO PREHISPÁNICO VIGENTE EN MÉXICO

Historia, Aprovechamiento y Técnicas de Producción

José Cruz Salazar-Torres
Alonso Méndez-López
Rogelio Álvarez-Hernández
Miriam Sánchez-Vega

Universidad Autónoma Chapingo

Universidad Autónoma Agraria
Antonio Narro

El huitlacoche, alimento prehispánico vigente en México. Historia,
aprovechamiento y técnicas de producción

Derechos reservados

© José Cruz Salazar-Torres

Alonso Méndez-López

Rogelio Álvarez-Hernández

Miriam Sánchez-Vega

ISBN: 978-607-98316-9-1

Primera edición, octubre del 2021

D.R. Universidad Autónoma Chapingo

km 38.5 carretera México-Texcoco, Texcoco,

Estado de México, CP 56230

Tel. 595 952 15 00

D.R. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro

Buenavista, Saltillo, Coah.

Tel. 844 110 22 00

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DIRECTORIO

Universidad Autónoma Chapingo

Dr. José Solís Ramírez
Rector

Dr. Arturo Hernández López
Director General de Investigación y Posgrado

Dr. Adolfo Palma Trujano
Subdirector General de Investigación

Dra. MARÍA SOL ROBLEDO Y MONTEERRUBIO
Coordinadora del Centro de Investigación en Agricultura Orgánica

Dr. José Cruz Salazar-Torres
Centro de Investigación en Agricultura Orgánica
Universidad Autónoma Chapingo.
Km. 38.5 Carretera México-Texcoco. Chapingo,
Estado de México. C.P. 56230.
Tel. (595)9521500.
Correo electrónico: jocusamx@yahoo.com

Dr. Alonso Méndez-López
Departamento de Botánica,
Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro.
Calzada Antonio Narro #1923, Buenavista,
Saltillo, Coahuila. México. C.P. 25315.
Tel. (844) 411-02-52
Correo electrónico: alonso1977@gmail.com

Ing. Rogelio Álvarez-Hernández
Centro de Investigación en Agricultura Orgánica,
Universidad Autónoma Chapingo.
Km. 38.5 Carretera México-Texcoco,
Chapingo, Estado de México. C.P. 56230.
Tel. (595)9521500.
Correo electrónico: roger_owl_uach@yahoo.com.mx

Dra. Miriam Sánchez-Vega
CONACYT-UAAAN. Departamento de Parasitología.
Calzada Antonio Narro #1923, Buenavista, C.P. 25315.
Saltillo, Coahuila. México. Tel. 844 110 22 00 .
Correo electrónico: mirisanve@gmail.com

Presentación

En este documento se hace una breve descripción del proceso de coevolución entre el huitlacoche y el maíz considerando los aspectos biológicos y culturales ligados al sistema de cultivo prehispánico conocido como milpa y al conocimiento que de este hongo tenían los pueblos originarios de Mesoamérica. Este ensamblaje entre humanos y organismos permaneció inalterado en el espacio biogeográfico antes mencionado hasta la llegada de los españoles. Se aborda también de forma breve el mestizaje derivado de la conquista y sus aspectos culturales, religiosos y sobre todo gastronómicos, en los cuales el huitlacoche tuvo un papel significativo, lo que le dio vigencia como alimento en el México contemporáneo. Se enfatizan además sus propiedades nutrimentales e importancia económica para los productores, su comercialización en los mercados locales, regionales, nacional y del extranjero, su uso en la elaboración de platillos tradicionales y gourmet, así como su transformación agroindustrial.

Sobre la biología del huitlacoche se hace énfasis en su centro de origen el cual está íntimamente unido al de su hospedero natural, el maíz. En esta misma temática se aborda la clasificación taxonómica y se hace una breve descripción de su complejo ciclo biológico, lo cual permite entender con relativa facilidad la interacción biotrófica entre el maíz y el huitlacoche. Esta asociación depende para su evolución de factores ambientales y de la gran diversidad de maíces sobre los cuales se puede desarrollar este hongo, aspectos relevantes que favorecen o no la presencia del patógeno en el hospedero. Se hace también una descripción detallada de la sintomatología característica del hongo durante su proceso de incubación y desarrollo en la planta de maíz.

Asimismo, se aborda el avance de las tecnologías más apropiadas para garantizar la producción inducida del huitlacoche, con el propósito de producir el volumen de producto que demandan los diferentes mercados. Se describe de forma resumida el proceso de cosecha y embalaje del huitlacoche para hacerlo llegar a los centros de distribución, incluyendo una reseña de quienes participaron en cada etapa de esta experiencia. Finalmente, se enumeran aspectos que, a nuestro juicio, aún quedan por mejorar o resolver y se hace una reflexión sobre las perspectivas de este nuevo cultivo “hortícola” entre algunos productores de maíz.

Se podría aseverar que este cultivo alternativo seguirá vigente en el panorama de la producción agrícola de México en tanto existan descendientes de aquellos que iniciaron la domesticación del huitlacoche, el cual permanecerá indefinidamente como parte de nuestra identidad nacional.

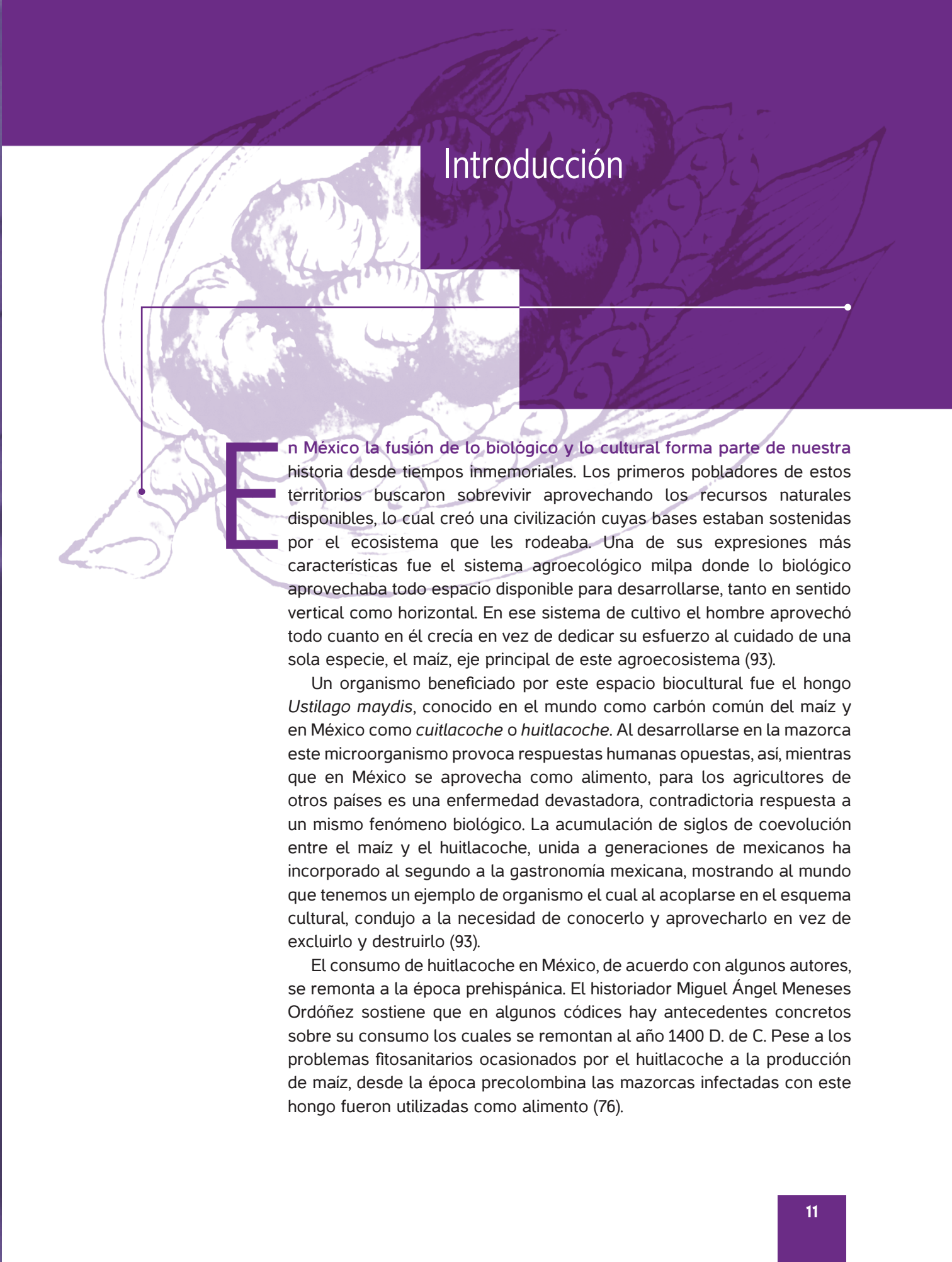
Los autores.



CONTENIDO

Introducción	11
Importancia histórica y social	13
Aprovechamiento histórico como alimento	15
Composición nutrimental	19
Importancia económica	23
Origen y distribución	27
Clasificación taxonómica	29
Ciclo biológico	31
Infección inducida de <i>U. maydis</i> en otros hospederos	35
Interacción biotrófica maíz-<i>Ustilago maydis</i>	37
Factores que intervienen en la infección causada por el huitlacoche	39
Factores ambientales	39
Variabilidad genética del hospedante	40
Diversidad genética de las cepas de huitlacoche	42
Sintomatología por la infección de <i>Ustilago maydis</i>	45
Tecnologías de producción del huitlacoche	49
Técnicas de inoculación del huitlacoche	49
Procedimiento convencional para la producción del inóculo	52
Colecta de las cepas	52
Aislamiento e incremento del hongo	52
Preparación de la solución inoculante	54
Análisis de compatibilidad de cepas de huitlacoche	55
Producción del inóculo por medio del aislamiento de cepas compatibles	57
Inoculación de los jilotes en el campo	59
Cosecha y embalaje de huitlacoche	61
Experiencias de campo en la producción de huitlacoche	65
Perspectivas en la producción de huitlacoche	67
Bibliografía	69
Agradecimientos	79





Introducción

En México la fusión de lo biológico y lo cultural forma parte de nuestra historia desde tiempos inmemoriales. Los primeros pobladores de estos territorios buscaron sobrevivir aprovechando los recursos naturales disponibles, lo cual creó una civilización cuyas bases estaban sostenidas por el ecosistema que les rodeaba. Una de sus expresiones más características fue el sistema agroecológico milpa donde lo biológico aprovechaba todo espacio disponible para desarrollarse, tanto en sentido vertical como horizontal. En ese sistema de cultivo el hombre aprovechó todo cuanto en él crecía en vez de dedicar su esfuerzo al cuidado de una sola especie, el maíz, eje principal de este agroecosistema (93).

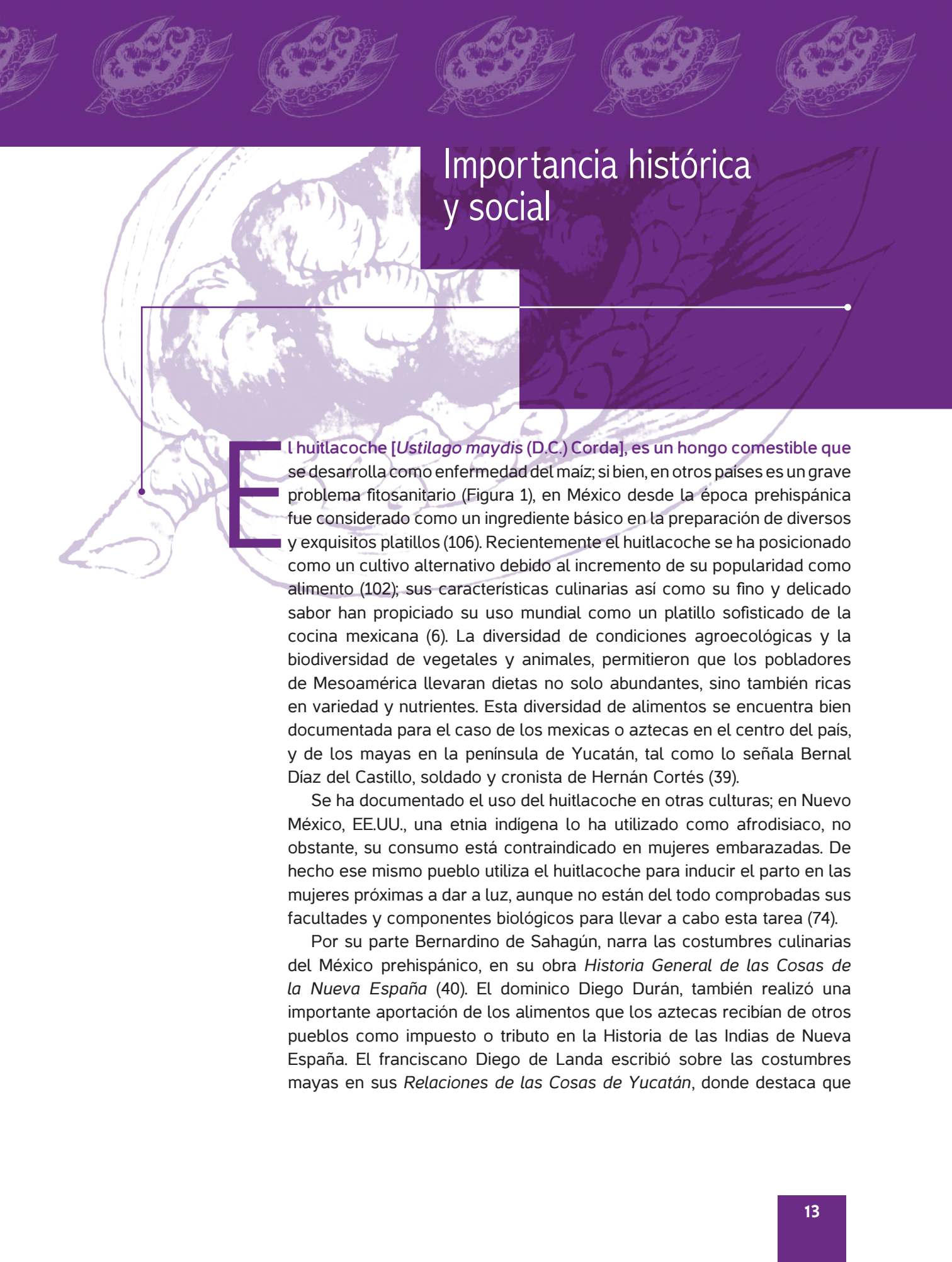
Un organismo beneficiado por este espacio biocultural fue el hongo *Ustilago maydis*, conocido en el mundo como carbón común del maíz y en México como *cuitlacoche* o *huitlacoche*. Al desarrollarse en la mazorca este microorganismo provoca respuestas humanas opuestas, así, mientras que en México se aprovecha como alimento, para los agricultores de otros países es una enfermedad devastadora, contradictoria respuesta a un mismo fenómeno biológico. La acumulación de siglos de coevolución entre el maíz y el huitlacoche, unida a generaciones de mexicanos ha incorporado al segundo a la gastronomía mexicana, mostrando al mundo que tenemos un ejemplo de organismo el cual al acoplarse en el esquema cultural, condujo a la necesidad de conocerlo y aprovecharlo en vez de excluirlo y destruirlo (93).

El consumo de huitlacoche en México, de acuerdo con algunos autores, se remonta a la época prehispánica. El historiador Miguel Ángel Meneses Ordóñez sostiene que en algunos códices hay antecedentes concretos sobre su consumo los cuales se remontan al año 1400 D. de C. Pese a los problemas fitosanitarios ocasionados por el huitlacoche a la producción de maíz, desde la época precolombina las mazorcas infectadas con este hongo fueron utilizadas como alimento (76).



En las culturas prehispánicas el maíz tenía tanta importancia que era considerado una planta sagrada y su aprovechamiento fue total: las mazorcas como alimento para humanos y animales, los estilos como medicina, las hojas como envoltura para algunos alimentos, los olotes como combustible, incluso se consumían los gusanos que lo atacaban como relleno en las tortillas, y claro, el huitlacoche que a pesar de su apariencia, era considerado como un manjar de reyes en la época prehispánica (11).

Los hongos fueron utilizados por las culturas mesoamericanas en su alimentación, en medicina tradicional (74), en festividades y en ceremonias religiosas (35). En las culturas nahua y maya los hongos llegaron a tener una categoría elevada y uno de los más apreciados era el huitlacoche conocido como carbón del maíz, hongo del maíz, *papiotl* y *pupoiol*. En la actualidad este hongo es de los más consumidos en México lo cual se debe, en parte, a su sabor único y propiedades nutraceuticas (32).



Importancia histórica y social

El huitlacoche [*Ustilago maydis* (D.C.) Corda], es un hongo comestible que se desarrolla como enfermedad del maíz; si bien, en otros países es un grave problema fitosanitario (Figura 1), en México desde la época prehispánica fue considerado como un ingrediente básico en la preparación de diversos y exquisitos platillos (106). Recientemente el huitlacoche se ha posicionado como un cultivo alternativo debido al incremento de su popularidad como alimento (102); sus características culinarias así como su fino y delicado sabor han propiciado su uso mundial como un platillo sofisticado de la cocina mexicana (6). La diversidad de condiciones agroecológicas y la biodiversidad de vegetales y animales, permitieron que los pobladores de Mesoamérica llevaran dietas no solo abundantes, sino también ricas en variedad y nutrientes. Esta diversidad de alimentos se encuentra bien documentada para el caso de los mexicas o aztecas en el centro del país, y de los mayas en la península de Yucatán, tal como lo señala Bernal Díaz del Castillo, soldado y cronista de Hernán Cortés (39).

Se ha documentado el uso del huitlacoche en otras culturas; en Nuevo México, EE.UU., una etnia indígena lo ha utilizado como afrodisiaco, no obstante, su consumo está contraindicado en mujeres embarazadas. De hecho ese mismo pueblo utiliza el huitlacoche para inducir el parto en las mujeres próximas a dar a luz, aunque no están del todo comprobadas sus facultades y componentes biológicos para llevar a cabo esta tarea (74).

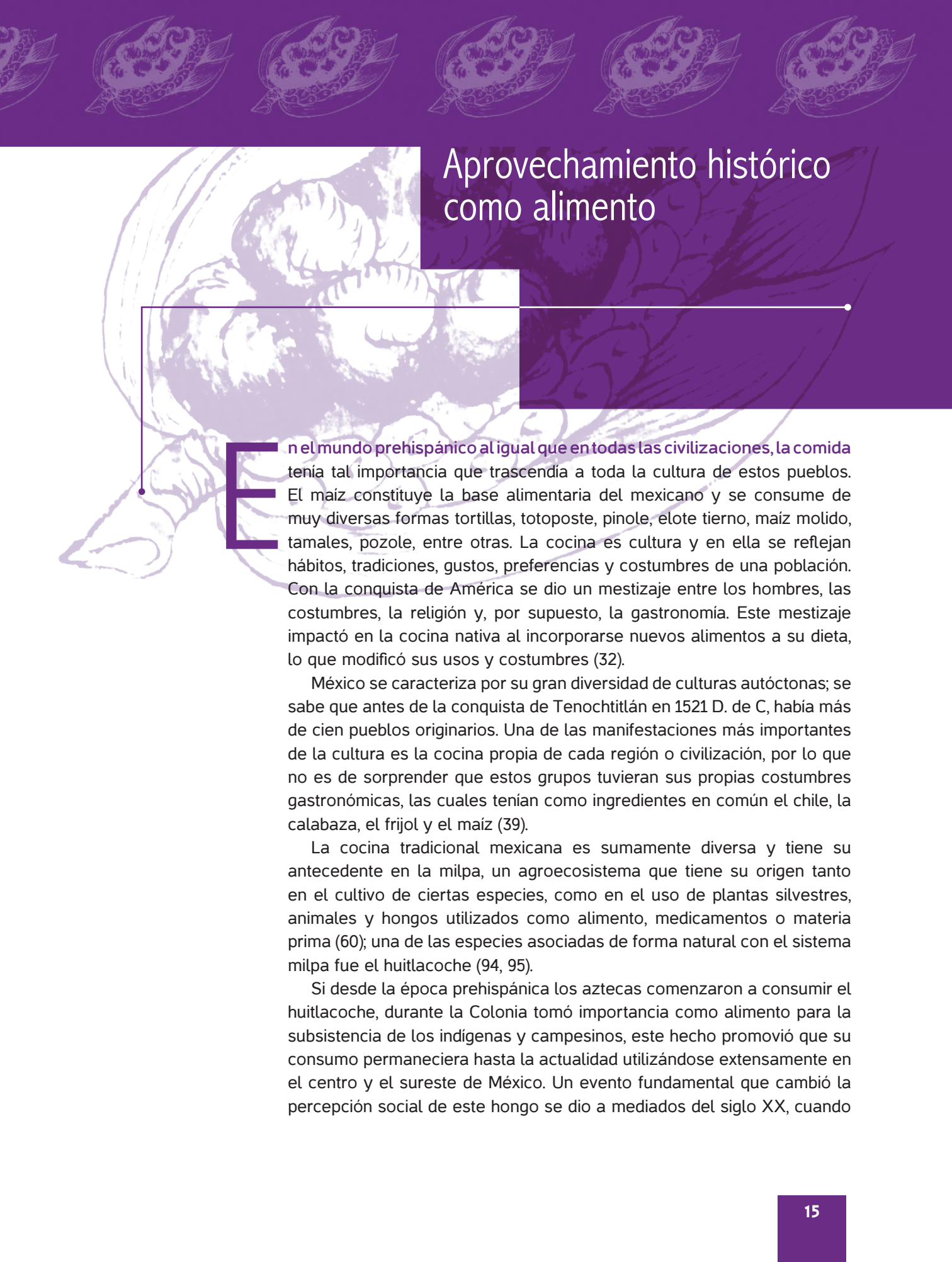
Por su parte Bernardino de Sahagún, narra las costumbres culinarias del México prehispánico, en su obra *Historia General de las Cosas de la Nueva España* (40). El dominico Diego Durán, también realizó una importante aportación de los alimentos que los aztecas recibían de otros pueblos como impuesto o tributo en la *Historia de las Indias de Nueva España*. El franciscano Diego de Landa escribió sobre las costumbres mayas en sus *Relaciones de las Cosas de Yucatán*, donde destaca que



la cocina prehispánica incluía varios guisos cotidianos y de temporada que estaban relacionados con las principales fiestas para honrar a los dioses del panteón indígena, con los cultivos agrícolas y con la climatología de las estaciones del año (40).

*Figura 1.
El huitlacoche,
problema
fitosanitario para
la producción
de elote, grano y
semilla de maíz.*





Aprovechamiento histórico como alimento

En el mundo prehispánico al igual que en todas las civilizaciones, la comida tenía tal importancia que trascendía a toda la cultura de estos pueblos. El maíz constituye la base alimentaria del mexicano y se consume de muy diversas formas tortillas, totoposte, pinole, elote tierno, maíz molido, tamales, pozole, entre otras. La cocina es cultura y en ella se reflejan hábitos, tradiciones, gustos, preferencias y costumbres de una población. Con la conquista de América se dio un mestizaje entre los hombres, las costumbres, la religión y, por supuesto, la gastronomía. Este mestizaje impactó en la cocina nativa al incorporarse nuevos alimentos a su dieta, lo que modificó sus usos y costumbres (32).

México se caracteriza por su gran diversidad de culturas autóctonas; se sabe que antes de la conquista de Tenochtitlán en 1521 D. de C, había más de cien pueblos originarios. Una de las manifestaciones más importantes de la cultura es la cocina propia de cada región o civilización, por lo que no es de sorprender que estos grupos tuvieran sus propias costumbres gastronómicas, las cuales tenían como ingredientes en común el chile, la calabaza, el frijol y el maíz (39).

La cocina tradicional mexicana es sumamente diversa y tiene su antecedente en la milpa, un agroecosistema que tiene su origen tanto en el cultivo de ciertas especies, como en el uso de plantas silvestres, animales y hongos utilizados como alimento, medicamentos o materia prima (60); una de las especies asociadas de forma natural con el sistema milpa fue el huitlacoche (94, 95).

Si desde la época prehispánica los aztecas comenzaron a consumir el huitlacoche, durante la Colonia tomó importancia como alimento para la subsistencia de los indígenas y campesinos, este hecho promovió que su consumo permaneciera hasta la actualidad utilizándose extensamente en el centro y el sureste de México. Un evento fundamental que cambió la percepción social de este hongo se dio a mediados del siglo XX, cuando



se comenzó a utilizar en la elaboración de diversos platillos *gourmet* de la cocina francesa, como las crepas principalmente (Figura 2); a partir de ese momento las personas acomodadas del entorno urbano del centro de México cambiaron su opinión acerca de él y se difundió su uso como alimento en dicha región (95).

El huitlacoche es tan versátil que puede ser combinado con diversos ingredientes, por ello no sólo se emplea para preparar platillos tradicionales en México, tal es el caso del *esmoloc*, una bebida en Chiapas; el mole prieto de Tlaxcala y mole negro de Oaxaca se preparan con huitlacoche deshidratado, así como las tradicionales quesadillas, los tacos y otros antojitos en varias partes del centro del país (Figura 3). En la actualidad, el huitlacoche se cocina salteado en aceite o manteca con cebolla, ajo, chile fresco y epazote que es la forma más común de prepararlo en Puebla, Tlaxcala, Hidalgo, Michoacán y en la Ciudad de México.

Actualmente la popularidad del huitlacoche como alimento típico ha rebasado nuestras fronteras (Figura 4), pues se identifica en todo el mundo como una de las comidas exóticas de la cocina mexicana (35, 46, 80); este hongo se utiliza en restaurantes exclusivos, para preparar sopas, cremas, omelettes, budines, mousses, crepas rellenas, chiles poblanos, pechugas de pollo, ternera, escalopas de cerdo, filete de pescado y salsas para acompañar otros platillos (41).

En las últimas décadas la demanda de este exquisito hongo ha aumentado en los mercados regionales y nacionales y en países como Estados Unidos, Canadá, Francia, Alemania, España y Japón, entre otros, donde se le conoce como «trufa mexicana» o «caviar azteca», y ha sido aceptado como exquisitez culinaria y tema de diversos programas, periódicos y revistas como *Le Monde*, *New York Magazine*, *Playboy*, *Country Living*, *Bon Appétit*, *Vogue* o *The Egyptian Gazette* (41).

La importancia del huitlacoche en el mercado nacional y mundial ha favorecido el cambio de paradigma en la producción de maíz para elote, forraje o grano hacia la producción de huitlacoche como hortaliza, incrementando en México el interés del agricultor por cultivar este hongo comestible.



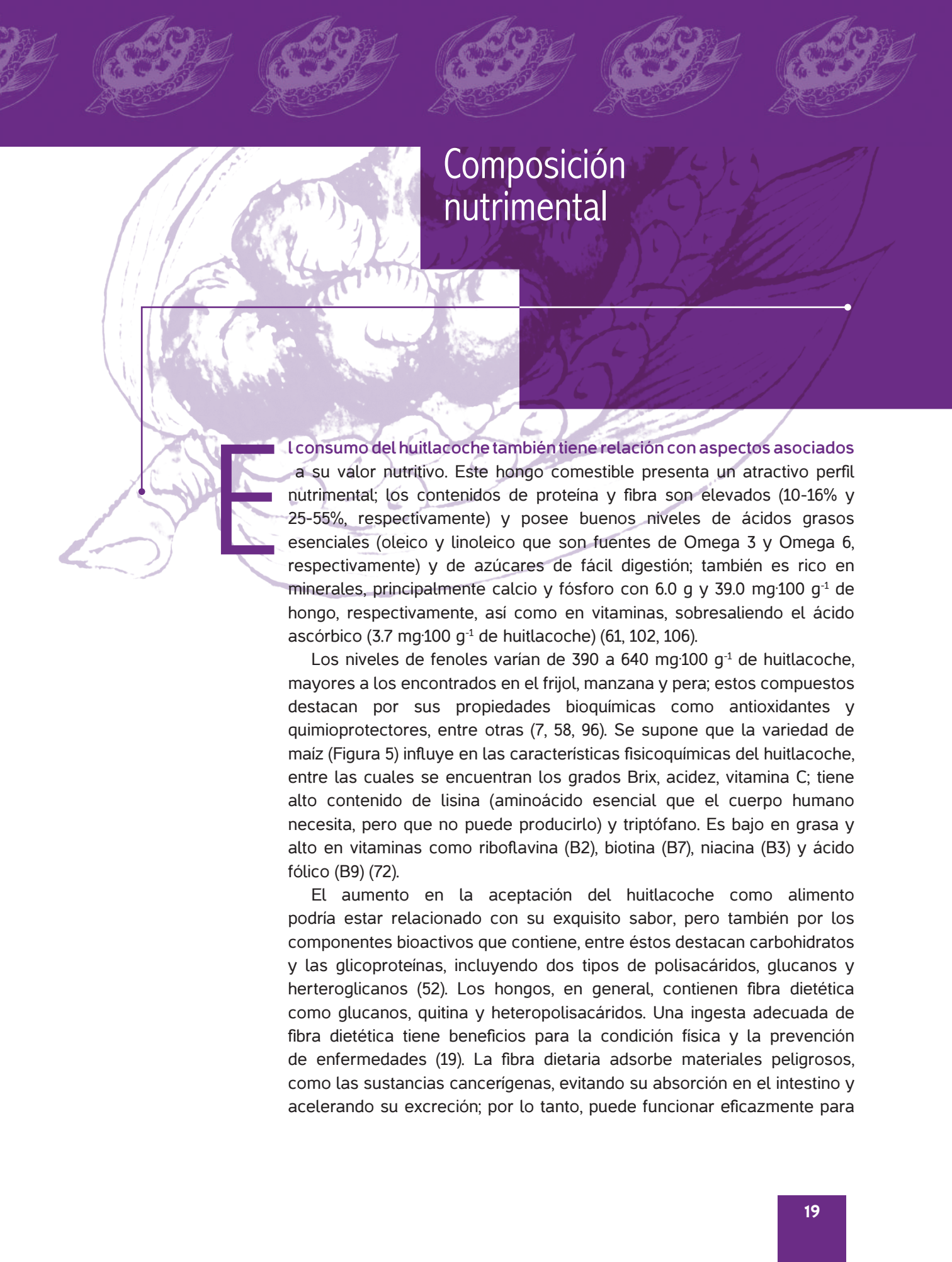
Figura 2. Crepas de la cocina gourmet elaboradas a base de huitlacoche: (a) crepa de huitlacoche y (b) crepas de huitlacoche con salsa de poblano. Fuente: (a) <http://www.mauri.com.mx/recetas/419/receta/crepas-de-huitlacoche>. (b) <https://sibaris.com.mx/recetas/d1c50a421d04b5755da07d054768638>



Figura 3. Platillos tradicionales mexicanos elaborados con huitlacoche: (a) huitlacoche salteado, (b) quesadilla de huitlacoche acompañada con tlacoyos, (c) pizza tlatoani y (d) mole negro. Fuente: (d) <https://foodandtravel.mx/5-platillos-tradicionales-de-tlaxcala/>



Figura 4. Platos gourmet elaborados con huitlacoche: (a) sopa azteca, (b) pechuga de pollo rellena de huitlacoche, (c) mousse y (d) lasaña. Fuentes: (a) www.cocinaycomparte.com/cocinaalnatural; (b) <http://revista.ciudadyoga.com/cuerpo-sano/eres-lo-que-comes/alimento-destacado/725-conoce-esta-delicia-azteca>; (c) <https://lyncottmx.wordpress.com/2012/10/26/crema-de-huitlacoche/>; (d) <https://www.cocinadelirante.com/receta/pasta/como-hacer-lasana-de-huitlacoche>.



Composición nutrimental

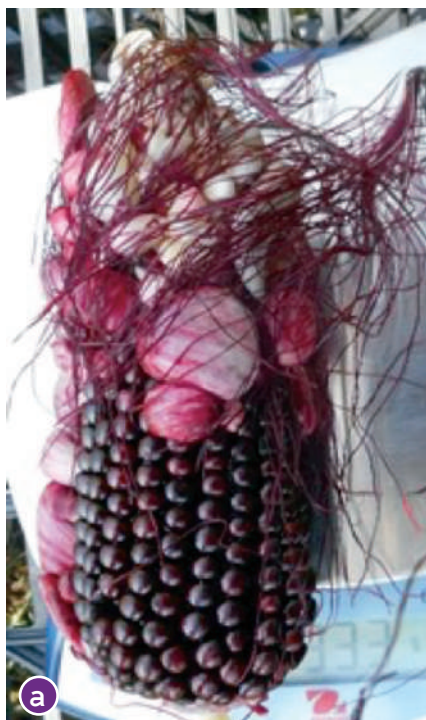
El consumo del huitlacoche también tiene relación con aspectos asociados a su valor nutritivo. Este hongo comestible presenta un atractivo perfil nutrimental; los contenidos de proteína y fibra son elevados (10-16% y 25-55%, respectivamente) y posee buenos niveles de ácidos grasos esenciales (oleico y linoleico que son fuentes de Omega 3 y Omega 6, respectivamente) y de azúcares de fácil digestión; también es rico en minerales, principalmente calcio y fósforo con 6.0 g y 39.0 mg·100 g⁻¹ de hongo, respectivamente, así como en vitaminas, sobresaliendo el ácido ascórbico (3.7 mg·100 g⁻¹ de huitlacoche) (61, 102, 106).

Los niveles de fenoles varían de 390 a 640 mg·100 g⁻¹ de huitlacoche, mayores a los encontrados en el frijol, manzana y pera; estos compuestos destacan por sus propiedades bioquímicas como antioxidantes y quimioprotectores, entre otras (7, 58, 96). Se supone que la variedad de maíz (Figura 5) influye en las características fisicoquímicas del huitlacoche, entre las cuales se encuentran los grados Brix, acidez, vitamina C; tiene alto contenido de lisina (aminoácido esencial que el cuerpo humano necesita, pero que no puede producirlo) y triptófano. Es bajo en grasa y alto en vitaminas como riboflavina (B2), biotina (B7), niacina (B3) y ácido fólico (B9) (72).

El aumento en la aceptación del huitlacoche como alimento podría estar relacionado con su exquisito sabor, pero también por los componentes bioactivos que contiene, entre éstos destacan carbohidratos y las glicoproteínas, incluyendo dos tipos de polisacáridos, glucanos y herteroglicanos (52). Los hongos, en general, contienen fibra dietética como glucanos, quitina y heteropolisacáridos. Una ingesta adecuada de fibra dietética tiene beneficios para la condición física y la prevención de enfermedades (19). La fibra dietaria adsorbe materiales peligrosos, como las sustancias cancerígenas, evitando su absorción en el intestino y acelerando su excreción; por lo tanto, puede funcionar eficazmente para



Figura 5. Presencia de huitlacoche en cuatro variedades de maíz en México:
(a) maíz rojo,
(b) maíz blanco,
(c) maíz azul y
(d) maíz amarillo.





prevenir el cáncer de colon y recto (108); este tipo de fibra contiene lignina y polisacáridos resistentes a la hidrólisis de las enzimas digestivas del humano, los cuales pueden ser fermentados por la microflora del colon suministrando un cierto aporte energético lo que beneficia al colon.

El huitlacoche contiene minerales como potasio, calcio, fósforo, magnesio, hierro, zinc, cobre, y bajo contenido de sodio; además de azúcares libres de fácil digestión como la glucosa, fructosa, galactosa, arabinosa, xilosa, glicerol, sorbitol, manitol y manosa (52). Estos azúcares son considerados fermentables pues el sistema digestivo del humano carece de la enzima α -galactosidasa, por lo que no pueden ser fragmentados; sin embargo, se lleva a cabo la fermentación anaerobia de los mismos por parte de las bacterias presentes en el intestino grueso. Su bajo contenido de grasa y colesterol, además de sus componentes bioactivos disminuyen el riesgo de padecer algunas enfermedades crónico-degenerativas (81).

El huitlacoche contiene también ácidos grasos de fácil digestión como linoleico, palmítico, oleico y linolénico (34), de ahí su calidad intermedia entre las proteínas vegetales y animales. También contiene vitaminas como la riboflavina, niacina, ácido ascórbico y ácido fólico y es considerado un suplemento dietario debido a la calidad de sus proteínas. (46, 51, 64). Algunos mutantes del huitlacoche se han utilizado en la producción industrial de aminoácidos como lisina, valina, arginina, treonina y de algunas vitaminas como riboflavina, niacina, biotina, ácido fólico y glutámico (38).

El huitlacoche es una buena fuente de proteínas (10-25% en base a materia seca) (72, 100, 102). Su contenido de aminoácidos supera los patrones establecidos por la FAO para el consumo en adultos (65). Aunque el huitlacoche es similar a otros hongos que se usan para la alimentación humana, se han encontrado algunas diferencias en su composición de aminoácidos libres comparado con el champiñón (*Agaricus bisporus*) y el hongo seta (*Pleurotus ostreatus*) (51). De los aminoácidos más comunes en el huitlacoche, la lisina es el más abundante con $3.21 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ lo que representa el 14.84% del total de aminoácidos (46, 51).





Importancia económica

El huiltlacoche es un hongo fitopatígeno que en ocasiones, dependiendo de las condiciones ambientales favorables a su desarrollo, puede ocasionar pérdidas económicas importantes a los productores de maíz para elote, grano o semilla; sin embargo, en muchos casos la presencia de este hongo no necesariamente implica pérdida económica pues se recolecta para el autoconsumo y venta a pequeña escala.

Actualmente, es una enfermedad tolerada y en ocasiones hasta promovida por los mismos productores de maíz de la región Centro-Sur de México, pues se consume y vende en fresco en los mercados regionales, y procesado por algunas empresas de alimentos para facilitar su exportación. Su venta representa importantes ingresos económicos, pues su precio unitario supera por mucho al del grano de maíz.

La producción controlada y fuera de época de recolección de huiltlacoche, significa una alternativa rentable respecto a la producción de maíz para grano. Con base en lo anterior, grupos de pequeños productores de maíz ven la producción de huiltlacoche como una posibilidad para mejorar la calidad de vida, alimentación, salud y condiciones económicas de sus familias; y también como una forma de dar un uso más integral a sus maíces nativos.

De acuerdo con un boletín emitido por la Central de Abastos de la Ciudad de México, en la temporada de lluvias la oferta de huiltlacoche se incrementa en este mercado, llegando a comercializarse diariamente 3 500 kg de este producto, el cual proviene principalmente de los estados de Puebla, México, Morelos e Hidalgo. El precio al consumidor oscila entre 40 y 55 pesos por kg, dependiendo de la calidad; mientras que fuera de la temporada de lluvias, el precio se eleva hasta 140 pesos por kg, de este centro de acopio al mayoreo se distribuye a restaurantes, hoteles, cadenas comerciales, mercados públicos y tianguis (14).



Figura 6. Formas de comercialización del huitlacoche procesado: (a) huitlacoche empacado para consumo en fresco, (b) huitlacoche envasado y (c) Empresa Endotzi en una degustación. Fuente: <https://www.sdnoticias.com/nacional/2013/10/28/empresa-otomi-exporta-huitlacoche-a-espana-y-canada>.

En el estado de Puebla la mayoría del huitlacoche que se comercializa procede del Valle de Serdán, una de las áreas con mayor producción de este hongo, el cual se encuentra en el mercado de junio a septiembre (42). En el Estado de México la mayor producción proviene del municipio de Ixtlahuaca donde una parte se acopia y se empaca para abastecer a diferentes tiendas de autoservicio y otro volumen se destina para la agroindustria. En esta misma entidad y de manera particular, la cooperativa de origen Otomí «Endotzi» produce alrededor de 12 toneladas mensuales de huitlacoche, de las cuales una parte se exporta a España y Canadá preparado en escabeche y envasado en presentaciones de 220, 325 y 450 g (Figura 6).

En el área agroindustrial el huitlacoche está siendo procesado por diversas empresas que lo comercializan de forma enlatada o liofilizada, entre ellas sobresalen Monteblando, La Costeña, Herdez, San Miguel y Goya, entre otras.

La relación beneficio/costo (B/C) de producir maíz para grano vs huitlacoche, incluyendo en ambos sistemas la venta de forraje verde, indica que la producción de maíz para grano tiene un B/C de 1.09, y en la de huitlacoche es de 0.96 en temporada de lluvia y 4.07 fuera de ella (106).

El ámbito cultural es determinante en la comercialización del huitlacoche, pues no se compra de manera generalizada en



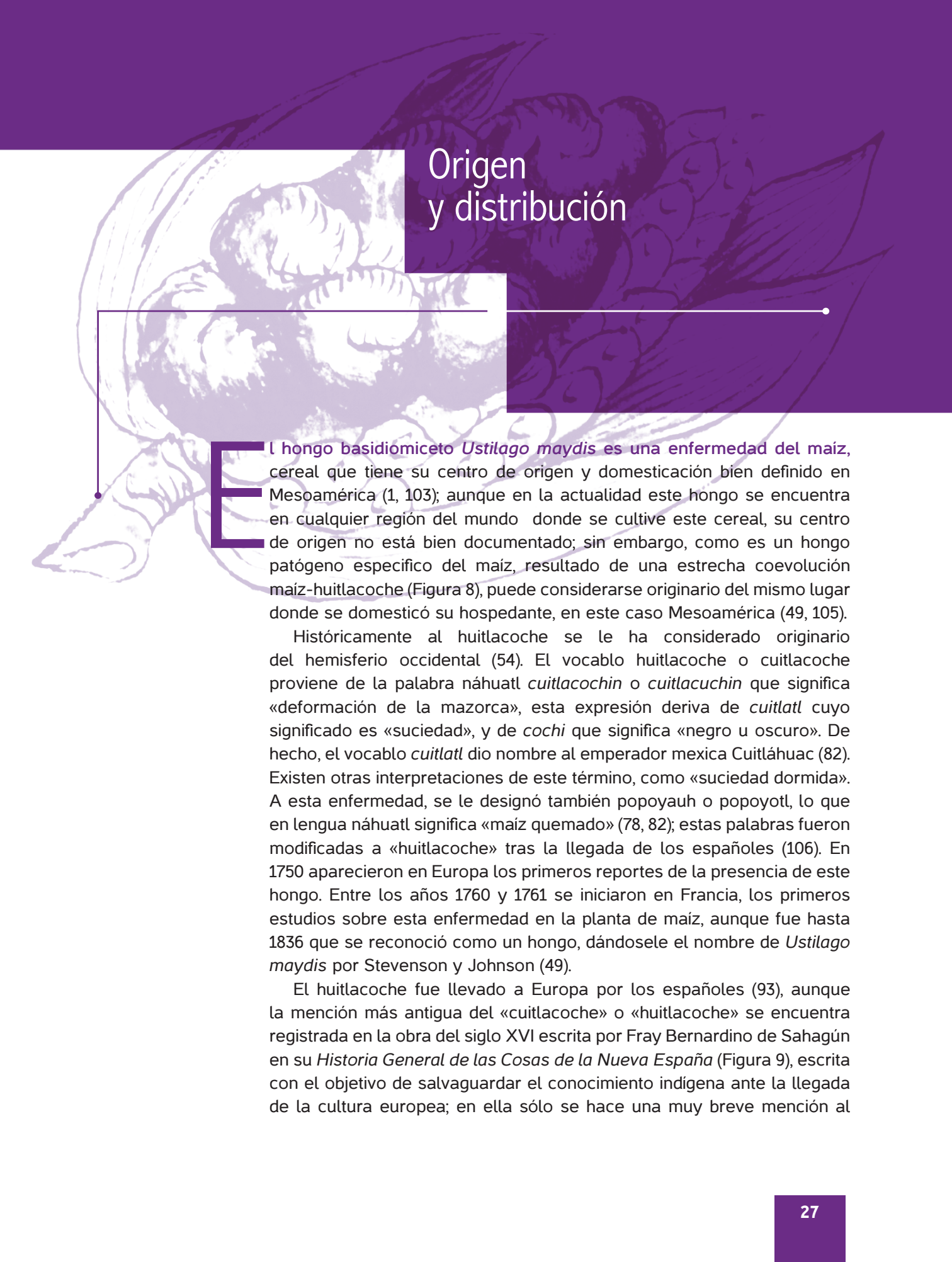
todo el país, a diferencia de los estados del centro dónde se consume cotidianamente. Se estima que la demanda nacional de huitlacoche fresco se incrementa a una tasa anual superior al 10% (13).

El huitlacoche se comercializa en prácticamente toda la región central del país. En la Ciudad de México se vende en fresco en los mercados de La Merced, Jamaica, Xochimilco, San Juan, Coyoacán, en la Central de Abastos y en todos los mercados municipales del Estado de México. En otras regiones del país, el hongo del maíz se utiliza para el autoconsumo o para comercializarlo en los mercados, tianguis y restaurantes locales (Figura 7) (53); los consumidores deciden comprar el producto fresco, considerando los siguiente criterios de calidad: el color de las agallas debe ser gris claro y de consistencia compacta, ya que cuando están maduras pierden su firmeza, acumulan líquido en su interior y su color se torna negro, o bien se vuelve pulverulento; otro criterio a considerar es el tamaño y cantidad de agallas (94).



Figura 7. Comercialización del huitlacoche en el tianguis sabatino de la Unidad ISSSTE, en Texcoco, Estado de México.





Origen y distribución

El hongo basidiomiceto *Ustilago maydis* es una enfermedad del maíz, cereal que tiene su centro de origen y domesticación bien definido en Mesoamérica (1, 103); aunque en la actualidad este hongo se encuentra en cualquier región del mundo donde se cultive este cereal, su centro de origen no está bien documentado; sin embargo, como es un hongo patógeno específico del maíz, resultado de una estrecha coevolución maíz-huitlacoche (Figura 8), puede considerarse originario del mismo lugar donde se domesticó su hospedante, en este caso Mesoamérica (49, 105).

Históricamente al huitlacoche se le ha considerado originario del hemisferio occidental (54). El vocablo huitlacoche o cuitlacoche proviene de la palabra náhuatl *cuitlacochin* o *cuitlacuchin* que significa «deformación de la mazorca», esta expresión deriva de *cuitlatl* cuyo significado es «suciedad», y de *cochi* que significa «negro u oscuro». De hecho, el vocablo *cuitlatl* dio nombre al emperador mexica Cuitláhuac (82). Existen otras interpretaciones de este término, como «suciedad dormida». A esta enfermedad, se le designó también popoyauh o popoyotl, lo que en lengua náhuatl significa «maíz quemado» (78, 82); estas palabras fueron modificadas a «huitlacoche» tras la llegada de los españoles (106). En 1750 aparecieron en Europa los primeros reportes de la presencia de este hongo. Entre los años 1760 y 1761 se iniciaron en Francia, los primeros estudios sobre esta enfermedad en la planta de maíz, aunque fue hasta 1836 que se reconoció como un hongo, dándosele el nombre de *Ustilago maydis* por Stevenson y Johnson (49).

El huitlacoche fue llevado a Europa por los españoles (93), aunque la mención más antigua del «cuitlacoche» o «huitlacoche» se encuentra registrada en la obra del siglo XVI escrita por Fray Bernardino de Sahagún en su *Historia General de las Cosas de la Nueva España* (Figura 9), escrita con el objetivo de salvaguardar el conocimiento indígena ante la llegada de la cultura europea; en ella sólo se hace una muy breve mención al

respecto, indicando que es una anomalía del maíz. Los habitantes del México prehispánico reconocían perfectamente al huitlacoche como una enfermedad del maíz de acuerdo con la descripción y dibujo de Sahagún.

De manera generalizada, el hongo ataca a casi todos los tipos de maíz en el mundo, pero además se ha reportado la presencia de huitlacoche en dos especies de teocintle (Figura 10): *Zea perennis*; (Hict.) Reeves & Mangelsdorf en el nevado de Colima y *Zea diploperennis*; (Hict.) Reeves & Mangelsdorf en Manantlán, Jalisco (22).

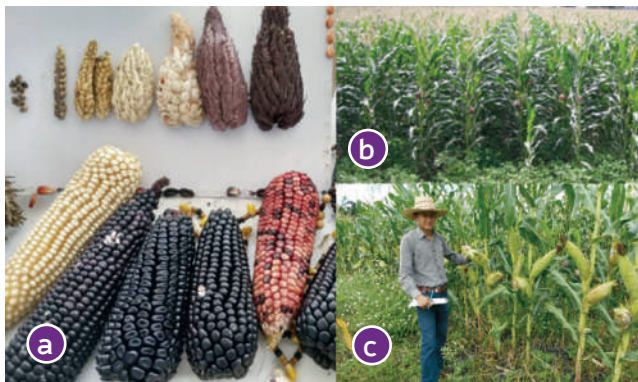


Figura 8. Proceso de la coevolución maíz-huitlacoche: (a) imagen que muestran la evolución del maíz cultivado, (b) cultivo actual de maíz y (c) cultivo de maíz infectado por el huitlacoche.



Figura 9. Imagen del huitlacoche en el Códice Florentino de Fray Bernardino de Sahagún, Vol. III, Libro undécimo, fo. 251, pág. 462. Facsímil. AGN. México, 1979.

Figura 10. Presencia de huitlacoche en plantas de teocintle: (a) planta de teocintle sin huitlacoche, (b y c) plantas de teocintle infectadas con *U. maydis*. Fuente (70).





Clasificación taxonómica

El hongo *Ustilago maydis*, es un basidiomiceto del orden de los Ustilaginales, el cual agrupa hongos fitopatógenos en más de 50 géneros y 1 200 especies. Este conglomerado de hongos infecta a más de 4 000 plantas monocotiledóneas ubicadas en 75 familias en todo el mundo causándoles importantes pérdidas, incluso cuando se hace uso de tratamientos químicos a las semillas y las plantas, además, afectan a los cultivares parcialmente resistentes (77).

Actualmente se han identificado 300 especies de *Ustilago*, siendo las de mayor importancia económica por las pérdidas ocasionadas en maíz [*U. maydis* (D.C.) Corda], avena [*U. avenae* (Pers.) Roustrup], cebada [*U. nuda* (Jensen) Rostrup] y trigo [*U. tritici* (Pers.) Rostrup.]; estas especies de hongos fitopatógenos producen las enfermedades llamadas carbones, las cuales se caracterizan por no tener cuerpo fructífero y vivir como parásitos en las plantas superiores hospederas en las cuales se desarrollan; sus esporas tienen pared celular gruesa y en su madurez tienen aspecto de carbón; la clasificación taxonómica del huitlacoche es la siguiente (8, 107):

Reino: Fungi; Subreino: Eumycota; Rama: Amastigomycota;
Phylum: Basidiomycota; Clase: Basidiomycetes;
Subclase: Heterobasidiomycetydae; Orden: Ustilaginales;
Familia: Ustilaginaceae; Género: *Ustilago*;
Especie: *U. maydis* [(D.C.) Corda].

El huitlacoche aparece con mayor frecuencia en las áreas cálidas y moderadamente secas, aunque su presencia es más común en las regiones templadas del centro de México (Estado de México, Hidalgo, Tlaxcala, Puebla y Querétaro), donde ocasiona daños graves en variedades susceptibles en particular al maíz dulce. En general, esta enfermedad infecta a las plantas disminuyendo su potencial de producción, ya que forma agallas



en los órganos aéreos manifestando malformaciones debidas a la hiperplasia e hipertrofia en raíces adventicias, tallos, hojas, espigas y, principalmente, en el elote donde encuentra las condiciones ideales para desarrollarse (Figura 11).

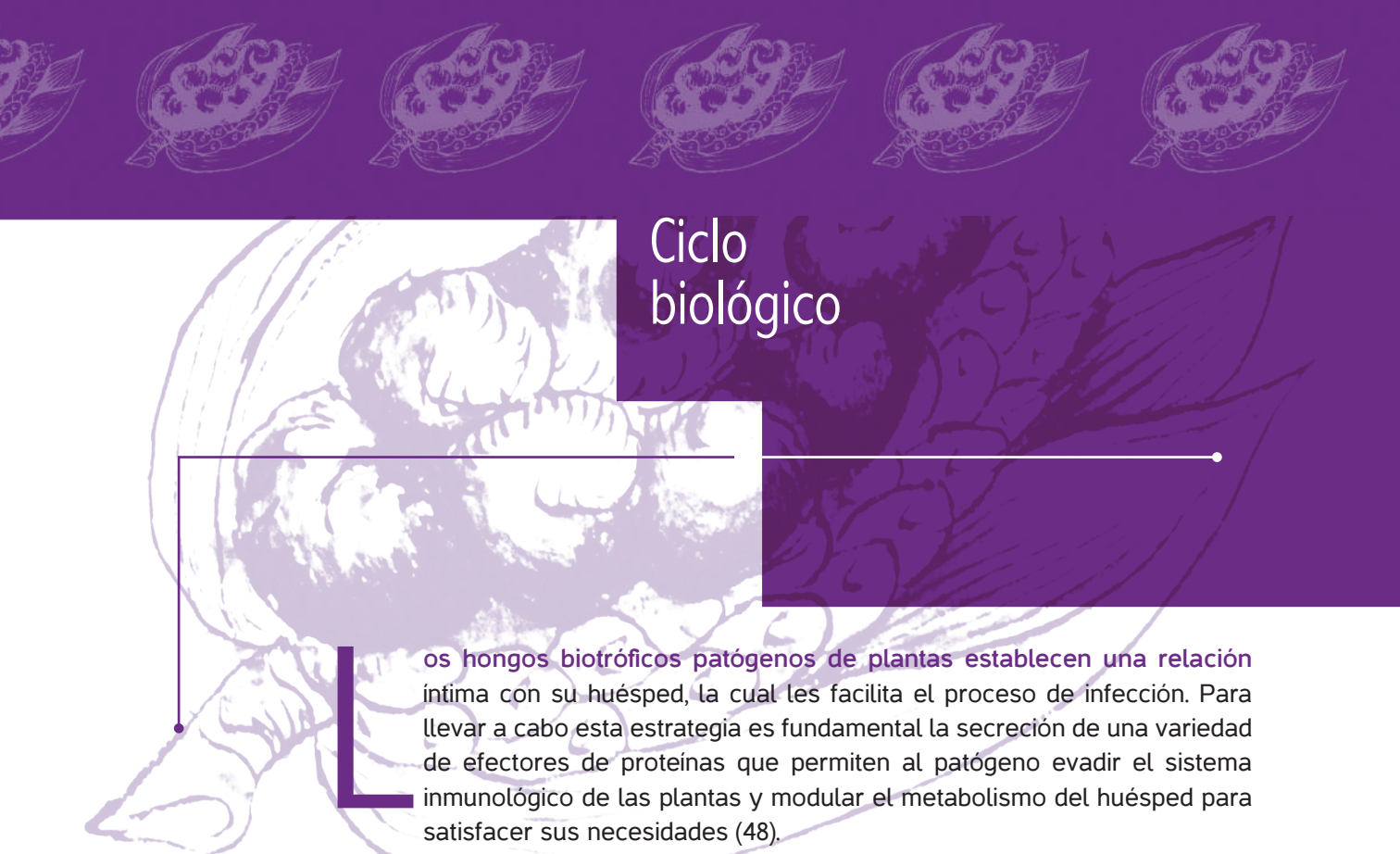
Las agallas se forman por la invasión de los granos del jilote y modifican su forma casi por completo, debido a que el hongo es capaz de infectar cada uno de los óvulos, los cuáles darían origen a los granos del elote y en lugar de ello se forma un tumor en cada uno, aunque en ocasiones también invade totalmente el raquis (Figura 12); lo anterior ocasiona una disminución considerable en la producción de elote o de grano, sobre todo cuando su incidencia es alta en el cultivo; no obstante, para la producción masiva de huitlacoche lo ideal es lograr la infección total de la mazorca y la formación de agallas bien desarrolladas.



Figura 11. Presencia de *Ustilago maydis* en diferentes órganos de la planta de maíz: (a) raíces adventicias, (b) tallo, (c) hoja, (d) espiga, (e) elote y (f) estilos.



Figura 12. Formación de las agallas de huitlacoche en el elote: (a y b) en cada grano de la mazorca y (c) en el raquis.



Ciclo biológico

Los hongos biotróficos patógenos de plantas establecen una relación íntima con su huésped, la cual les facilita el proceso de infección. Para llevar a cabo esta estrategia es fundamental la secreción de una variedad de efectores de proteínas que permiten al patógeno evadir el sistema inmunológico de las plantas y modular el metabolismo del huésped para satisfacer sus necesidades (48).

El huitlacoche es un hongo dimórfico, por lo que su ciclo de vida se desarrolla en dos fases: la primera es la saprofítica, en la cual el hongo crece en forma de levaduras haploides alargadas (esporidias) las cuales se reproducen por gemación; la segunda es la micelial y patogénica, en ésta el hongo crece en forma de hifas dicarióticas que solo se desarrollan en el interior del hospedero (76). La transición de la fase saprofítica a la patogénica está determinada por los alelos de tipo sexual a y b (3, 15, 29).

El ciclo de vida de *U. maydis* comienza con las teliosporas jóvenes, binucleadas ($n+n$), formadas por las hifas contenidas en las agallas desarrolladas en las mazorcas de maíz que fueron infectadas por el hongo. Los dos núcleos de las teliosporas jóvenes se fusionan por cariogamia en las teliosporas maduras ($2n$), volviéndose uninucleadas y diploides (5). Durante la germinación, estas esporas forman un tubo germinal (Figura 13), hacia el cual migra el núcleo diploide; el tubo crece formando un promicelio y el núcleo se divide por meiosis para originar cuatro núcleos haploides (29) (Figura 14).

Después de que en el promicelio se forman tres septos, por gemación se desarrollan cuatro basidiosporas uninucleadas y haploides, las cuales contienen los genes reguladores de la compatibilidad sexual (92). Las basidiosporas desprendidas son diseminadas por el viento y la lluvia; comenzando así el desarrollo patogénico en la epidermis de la hoja cuando dos esporidios o basidiosporas compatibles intercambian feromonas y se reconocen entre sí, mediante un sistema feromona-receptor codificado por el locus a (27).

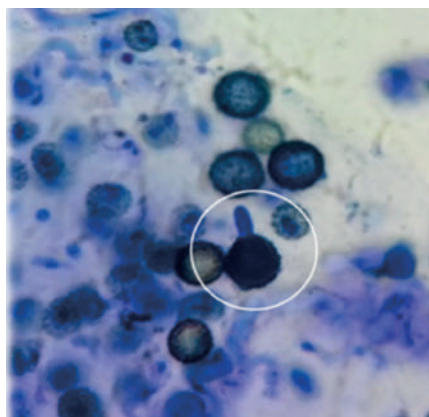


Figura 13. Germinación de una teliospora de *Ustilago maydis*.

Si ocurre este reconocimiento, es decir si las células son compatibles para el locus *a*, cada una forma un tubo de conjugación que crece a favor del gradiente de feromona (86). Cuando los filamentos se encuentran, se produce la plasmogamia, pero no la cariogamia, y se forma un micelio dicarionte, el cual recibe el nombre de filamento infectivo (83). Todos los eventos ocurridos a partir de la formación de este filamento dependen de la expresión de los genes del locus *b* y de la compatibilidad de las células en este locus (24).

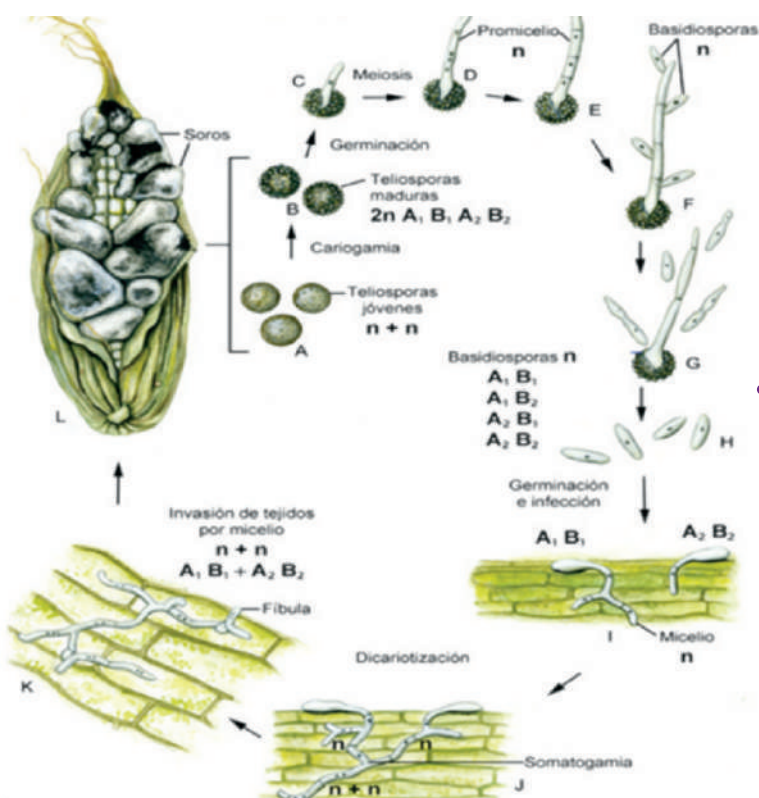


Figura 14. Ciclo biológico de *Ustilago maydis*. Fuente (92).

El filamento infectivo posee dos núcleos que no se dividen (dicarionte); esta estructura explora la superficie de la planta hasta encontrar un lugar apropiado para penetrar el tejido vegetal; el micelio invade los huéspedes susceptibles mediante aberturas naturales, como estomas y la inflorescencia femenina; en la cual los estilos son la ruta infectiva más eficaz, aunque también puede penetrar la epidermis (36, 78, 79).

Durante el proceso de infección, *U. maydis* forma células especializadas llamadas apresorios encargadas de la penetración y colonización; (9, 83). Estas células especializadas se multiplican dentro y entre las células vegetales induciéndoles hiperplasia e hipertrofia, lo cual provoca la formación de un tumor, normalmente en los tejidos meristemáticos de la planta de maíz. (5, 69); asimismo el hongo produce una cubierta protectora denominada peridio para evitar la deshidratación del micelio dicariótico (33) (Figuras 15 a y b).

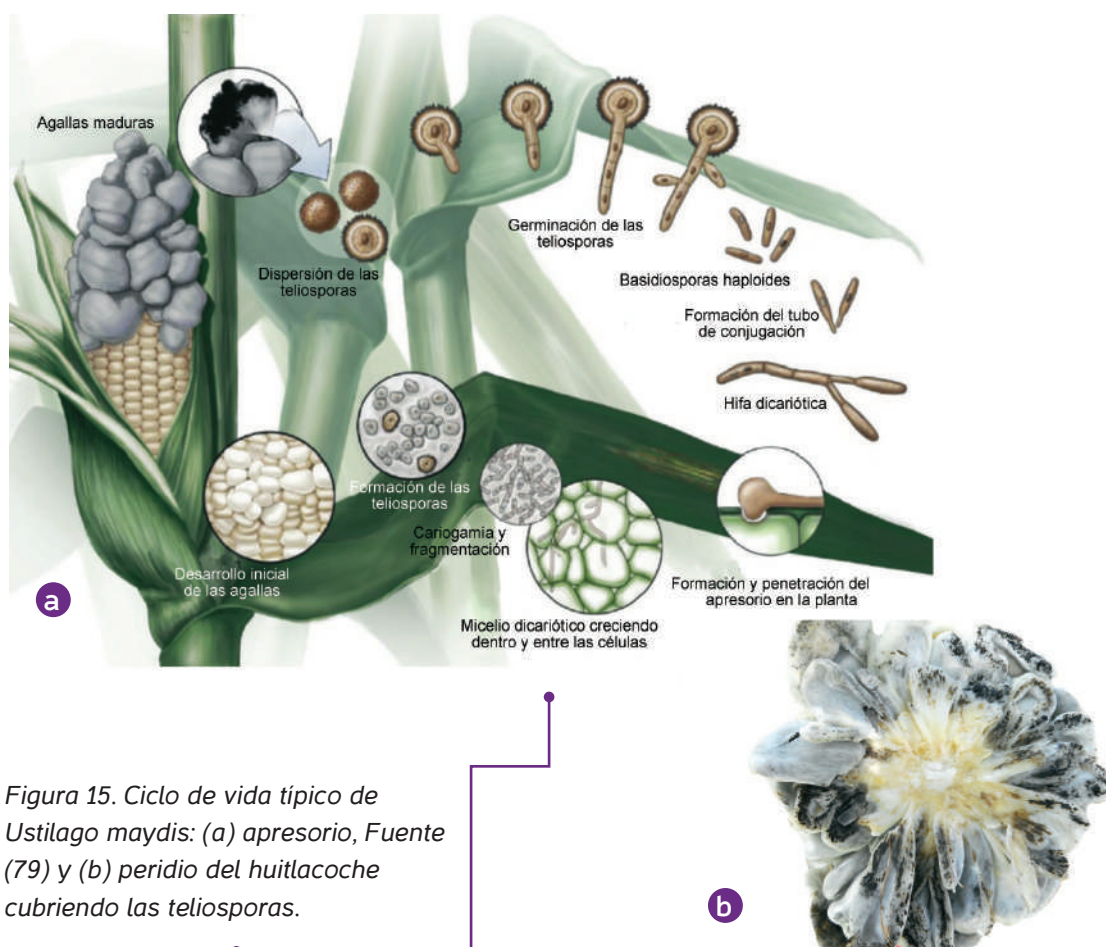


Figura 15. Ciclo de vida típico de *Ustilago maydis*: (a) apresorio, Fuente (79) y (b) peridio del huitlacoche cubriendo las teliosporas.



A los pocos días de la infección se pueden observar los síntomas clásicos de la enfermedad: clorosis, manchas de antocianina y finalmente la aparición de agallas o tumores (1).

Las esporas (teliosporas) son de color negro, debido a su alto contenido de melanina, lo que da el nombre de carbón del maíz a esta enfermedad, tienen forma esférica y se rodean de una gruesa pared celular pigmentada y bien estructurada, con una ornamentación superficial de protuberancias cónicas (5, 29, 85). Las teliosporas son el medio de dispersión y la forma de resistencia del hongo, éstas son liberadas cuando las agallas se secan y se abren (Figura 16) (15).



Figura 16. Huitlacoques con agallas secas (maduras) iniciando la liberación de teliosporas.



Infección inducida de *U. maydis* en otros hospederos



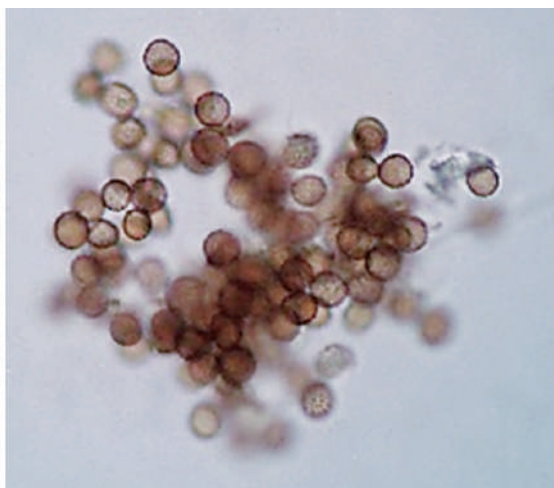
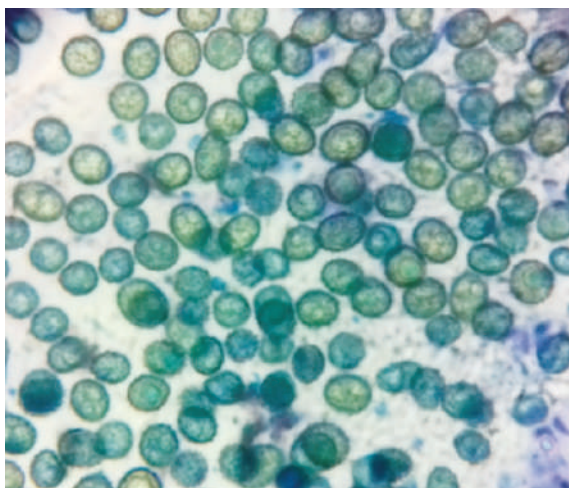
Hasta el momento las teliosporas del huitlacoche (Figura 17) no se han logrado reproducir fuera de las plantas de maíz o del teosinte (77). Estas estructuras invernan en los restos del cultivo de maíz y en el suelo donde se mantienen viables durante muchos años hasta que las condiciones ambientales sean favorables para la germinación e infección del hospedante (91).

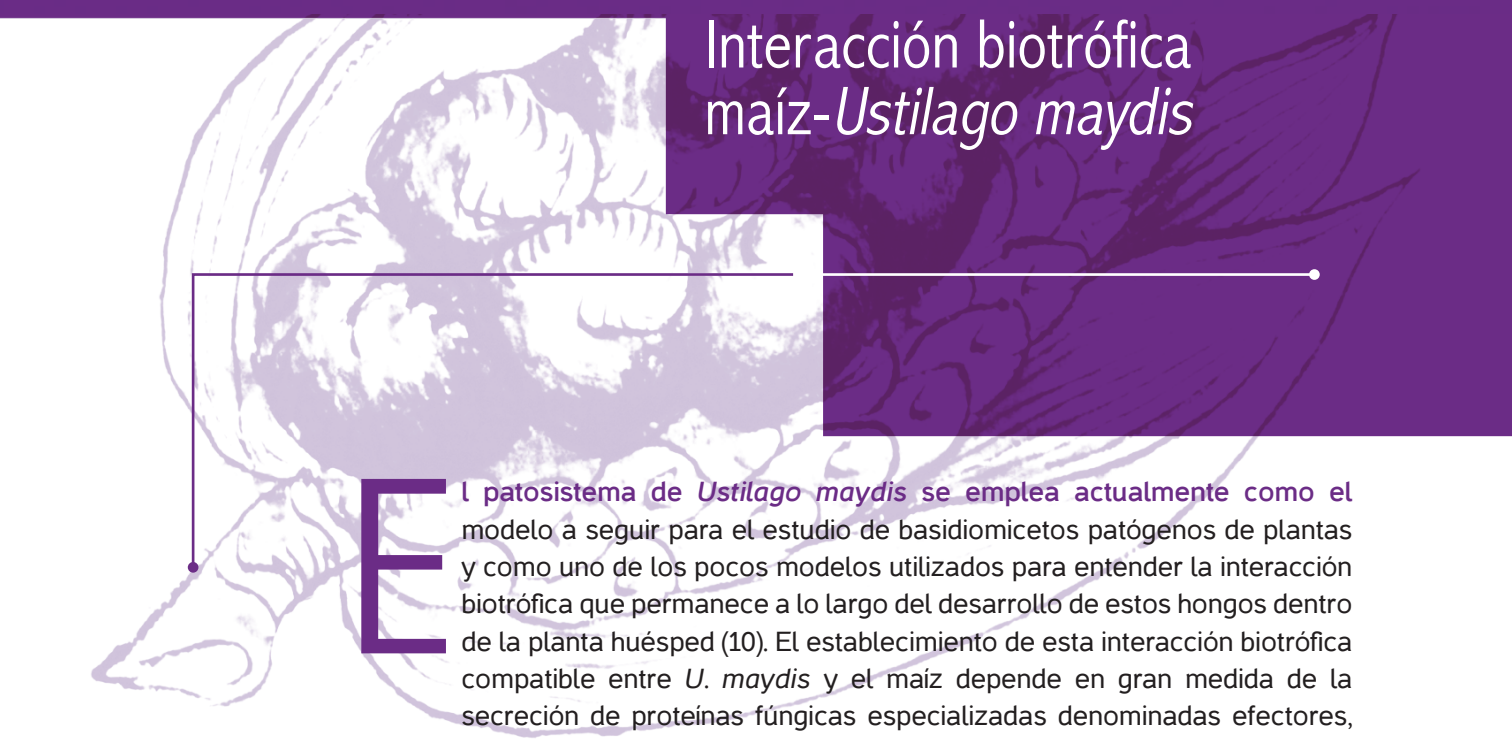
Se sabe que el huitlacoche solo ataca al maíz, *Zea mays* L., *Zea mays* ssp. *parviglumis* (15) y *Zea diploperennis* (71); aunque también se ha demostrado que es capaz de infectar a una gran variedad de plantas genéticamente no relacionadas con el maíz, pero solo por la inyección de esporas, como en los casos de la papaya (*Carica papaya* L. cv. Maradol), espárrago (*Asparagus officinalis* L. cv. UC157), ajo (*Allium sativum* L.), papa (*Solanum tuberosum* L. cv. Norteña), violeta africana (*Saintpaulia* spp.), frijol (*Phaseolus vulgaris* L. cv. Negro Querétaro), sorgo (*Sorghum bicolor* L. Moench cv. Esmeralda), arroz (*Oryza sativa* L. cv. Morelos), tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) y *Ginkgo biloba* L. (50), los cuales presentaron crecimiento micelial sobre la planta, en el sitio de inoculación, en áreas circundantes y en zonas alejadas, esto se comprobó por medio de microscopía y la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR por sus siglas en inglés), esta técnica permite ampliar pequeñas regiones específicas del ADN en laboratorio. Los síntomas en general fueron clorosis, producción de antocianinas, reducción del crecimiento, desarrollo de malformaciones o de raíces adventicias, indicadores de la capacidad de *U. maydis* para inducir la formación de tumores y en algunos casos marchitamiento y muerte de las plantas (50).



Sin embargo, en ninguno de los huéspedes alternativos se ha registrado la presencia de teliosporas, esto demuestra que el ciclo sexual de *U. maydis* solo es capaz de desarrollarse por completo en los huéspedes naturales del mismo.

Figura 17. Teliosporas de huitlacoche observadas en microscopio óptico a 10X.





Interacción biotrófica maíz-*Ustilago maydis*

El patosistema de *Ustilago maydis* se emplea actualmente como el modelo a seguir para el estudio de basidiomicetos patógenos de plantas y como uno de los pocos modelos utilizados para entender la interacción biotrófica que permanece a lo largo del desarrollo de estos hongos dentro de la planta huésped (10). El establecimiento de esta interacción biotrófica compatible entre *U. maydis* y el maíz depende en gran medida de la secreción de proteínas fúngicas especializadas denominadas efectores, generalmente específicos (48).

El huitlacoche no utiliza estrategias agresivas de virulencia para matar a su huésped, por tal razón pertenece al grupo de los parásitos biotróficos los cuales dependen de los tejidos vivos para su propagación y desarrollo (45). Por ser un hongo fitopatógeno posee una serie de estrategias para infectar a sus hospederos, tales como el cambio de forma, el desarrollo de fuerzas mecánicas ejercidas contra la epidermis de los huéspedes, la producción de enzimas desintegradoras de los componentes estructurales de la planta o la producción de toxinas, las cuales alteran el metabolismo del huésped (59), así como la producción de polisacáridos que afectan la translocación de nutrientes y agua (23).

Muchas de las deformaciones características de los tejidos del hospedero y las alteraciones del desarrollo se deben a cambios del equilibrio hormonal de la planta, entre ellas las auxinas producidas por *U. maydis* (18). La producción de auxinas es importante para la formación de tumores pues estas fitohormonas son un factor de resistencia cuando su producción disminuye, y favorece la infección del hongo cuando la planta produce grandes cantidades de esta hormona (23). Algunos autores mencionan que la respuesta de la planta declina cuando *U. maydis* comienza colonizando las células epidérmicas. Los sistemas de defensa de las plantas se activan solo durante el ataque de algún patógeno, entre estos sistemas destacan la inducción de genes efectores relacionados a



la patogénesis, la producción de metabolitos secundarios y el refuerzo de las paredes celulares (23).

La inducción del mecanismo de defensa en la planta se lleva a cabo por un grupo de genes del maíz, los cuales interfieren la diferenciación de sus tejidos y regulan la infección por *U. maydis* (11); ante la respuesta de la planta para evitar el avance de la infección el hongo es capaz de inhibir la muerte celular (23).

Al igual que los hongos fitopatógenos y otros carbores *U. maydis* desarrolla haustorios para su alimentación, los cuales crecen entre la pared celular de las hojas y la membrana plasmática de las células de la planta, mediante una interfaz formada de un hidrato de carbono y proteínas esto facilita el intercambio de señales y nutrientes, provocando que las hojas y tejidos infectados se mantengan como fuentes de alimento y el hongo alcance su máximo desarrollo (23).

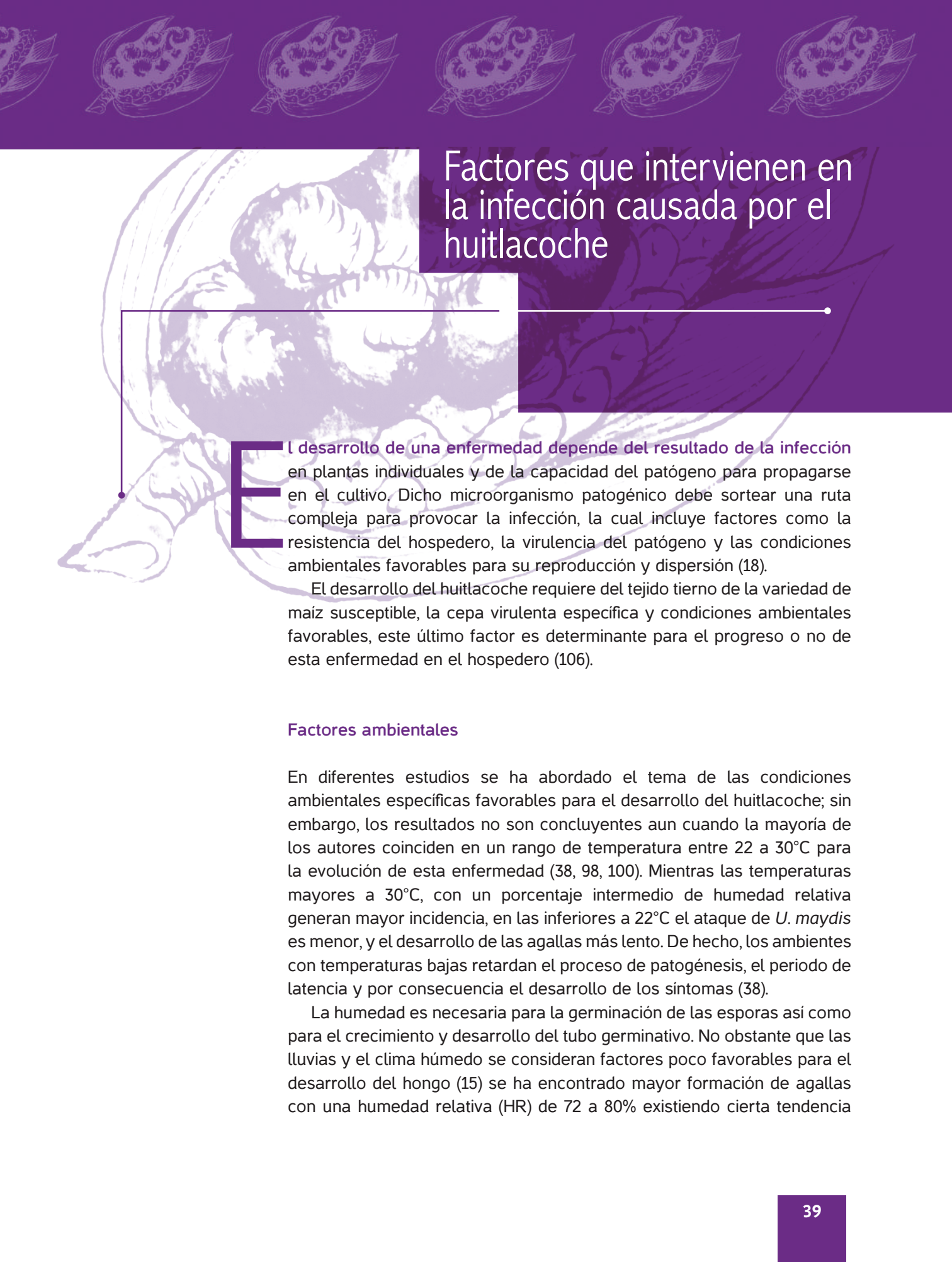
Las características genéticas de las diferentes razas y variedades de maíz condicionan su grado de susceptibilidad a *U. maydis*. (68). Algunas investigaciones señalan que hay variedades de maíz más susceptibles a la inoculación del huitlacoche, como los maíces de grano dulce y de grano con endospermo harinoso de la raza Cacahuacintle. En experimentos realizados con variedades criollas de maíz de la raza Chalqueño, se observó el aborto y la presencia de pudriciones por patógenos sistémicos en los jilotes (Figura 18a) cuando éstos se inoculaban muy tiernos aún sin estilos; debido a ello, la planta no produjo grano o semilla, ni se observó desarrollo de huitlacoche (104).

En observaciones de campo se ha detectado, en diferentes variedades de maíz, que después de haber inoculado muy tiernos sus jilotes (antes de la emergencia de los estilos), las plantas producían numerosos jilotes secundarios, en los cuales no se desarrolla el huitlacoche. Muy probablemente se trata de una respuesta de la planta para asegurar su descendencia, al intentar producir algo de semilla, aunque en la mayoría de los casos solo se producen olotes; este comportamiento parece acentuarse en variedades criollas de zonas altas (Figura 18 b).

En la práctica, el uso de maíces criollos de polinización abierta es una desventaja si se quieren lograr buenos resultados de incidencia, severidad y rendimiento de huitlacoche inducido artificialmente, pues la variabilidad genética de estos materiales favorece la obtención de resultados inconsistentes y con coeficientes de variación demasiado altos, por lo que producir el inóculo específico capaz de infectarlos es muy complicado.



Figura 18. Maíces criollos de zonas altas inoculados con *U. maydis* en jilotes aún sin emitir sus estilos, con síntomas de: a) pudrición y aborto y b) emisión de jilotes secundarios.



Factores que intervienen en la infección causada por el huitlacoche

El desarrollo de una enfermedad depende del resultado de la infección en plantas individuales y de la capacidad del patógeno para propagarse en el cultivo. Dicho microorganismo patógeno debe sortear una ruta compleja para provocar la infección, la cual incluye factores como la resistencia del hospedero, la virulencia del patógeno y las condiciones ambientales favorables para su reproducción y dispersión (18).

El desarrollo del huitlacoche requiere del tejido tierno de la variedad de maíz susceptible, la cepa virulenta específica y condiciones ambientales favorables, este último factor es determinante para el progreso o no de esta enfermedad en el hospedero (106).

Factores ambientales

En diferentes estudios se ha abordado el tema de las condiciones ambientales específicas favorables para el desarrollo del huitlacoche; sin embargo, los resultados no son concluyentes aun cuando la mayoría de los autores coinciden en un rango de temperatura entre 22 a 30°C para la evolución de esta enfermedad (38, 98, 100). Mientras las temperaturas mayores a 30°C, con un porcentaje intermedio de humedad relativa generan mayor incidencia, en las inferiores a 22°C el ataque de *U. maydis* es menor, y el desarrollo de las agallas más lento. De hecho, los ambientes con temperaturas bajas retardan el proceso de patogénesis, el periodo de latencia y por consecuencia el desarrollo de los síntomas (38).

La humedad es necesaria para la germinación de las esporas así como para el crecimiento y desarrollo del tubo germinativo. No obstante que las lluvias y el clima húmedo se consideran factores poco favorables para el desarrollo del hongo (15) se ha encontrado mayor formación de agallas con una humedad relativa (HR) de 72 a 80% existiendo cierta tendencia



a incrementar la cantidad de agallas conforme aumenta la precipitación pluvial de 48 a 53 mm (54). Al respecto, en algunas investigaciones se encontró que el hongo tiene un buen desarrollo con HR de 80 a 85% (57).

Las condiciones ambientales son determinantes para alcanzar una alta infección y productividad de huitlacoche. En la región de los Valles Altos Centrales de México humedades relativas mayores al 80%, entre la inoculación y el desarrollo de las agallas, en siembras del ciclo primavera-verano, con híbridos de riego inoculados con cepas específicas y temperaturas de 28 a 35°C, fueron favorables para la producción inducida de huitlacoche, obteniéndose un rendimiento neto mayor a las 12 t·ha⁻¹ (106). En otro estudio se evaluó la humedad relativa y el efecto sobre algunos maíces híbridos y retenedores de agua en condiciones de invernadero, la mejor combinación se obtuvo con el híbrido 30G40, con humedad relativa del 70% y sin material conservador de agua, se obtuvo un rendimiento de 28 877 kg t·ha⁻¹ de huitlacoche con un índice de severidad de 93.24% y un porcentaje de incidencia de 88.09% (55).

Con lo antes señalado, se concluye que el éxito en la producción artificial de huitlacoche depende en gran medida, de los factores ambientales prevalecientes donde se desarrolle el cultivo de maíz; por tal razón una buena elección de la zona de producción, de la época del año en la cual se realice la inoculación, del huésped susceptible y de la virulencia o patogenicidad de la cepa constituyen aspectos muy importantes si se quiere tener una buena producción de huitlacoche.

Variabilidad genética del hospedante

La reacción del maíz al hongo *U. maydis* es un fenómeno complejo condicionado por varias características morfológicas y fisiológicas del hospedero (88). El número de agallas se reduce cuando las plantas tienen poco vigor pues disminuye el desarrollo de las yemas en los nudos (54). La ausencia de lígula en las hojas de maíz se asocia con una mayor susceptibilidad al huitlacoche, el número de granos en la mazorca presenta una relación inversa con la resistencia a la infección del hongo (104, 106), mientras que la cobertura y compactación de las hojas (brácteas) de la mazorca es un atributo que favorece la resistencia (37, 106).

Cada variedad de maíz puede responder de diferente manera a la fecha de siembra, concentración del inóculo aplicado y tamaño de jilote inoculado. Esto implica que para cada variedad susceptible y localidad con clima favorable para el desarrollo del huitlacoche, deben definirse de



manera específica la edad óptima para la inoculación del jilote y la mejor fecha de siembra (106).

Cada tipo de maíz reacciona de forma específica al ataque del huitlacoche, este hecho ha llevado a evaluar la magnitud de su incidencia así como la severidad inducida o natural en algunas variedades mexicanas de maíz (63); en este sentido, se encontraron los mayores porcentajes de incidencia de huitlacoche en la variedad Hidalgo 8 (36.03%) y el híbrido H-129 (35.13%). En relación con la incidencia natural del huitlacoche en la mazorca, los índices más altos de infección se obtuvieron en las variedades Cafime SSM12 Seq (25.68%) y Zacatecas 218 Original (14.17%); y los más bajos ocurrieron en el híbrido H-129 (0.83%) y la variedad V-7 Original (0.93%).

En otro trabajo (71) se evaluó la reacción de 300 familias de maíz al huitlacoche obteniéndose valores de incidencia de 76.34% y un índice de severidad de 53.12% en la familia más susceptible; el rendimiento de huitlacoche por planta inoculada fue de 123.65 g y por planta infectada fue de 377.50 g. En otra investigación (56) se trabajó con 16 familias susceptibles las cuales produjeron en promedio 112.88 g por planta inoculada ($6.67 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$) y 154.97 g del hongo por planta infectada, 76.67% de incidencia y 34.82% de índice de severidad. Al evaluarse la reacción de siete híbridos comerciales de maíz de Valles Altos de México, el híbrido AS948 mostró los mejores valores de incidencia (55.8%), severidad (28.3%) y rendimiento acumulado de huitlacoche de $2.28 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ (69).

Entre otros factores que también influyen en la infección de *U. maydis*, están el vigor de la planta, el material genético del hospedante y la densidad de población del cultivo. Con frecuencia se ha observado más cantidad y mejor tamaño de agallas cuando las plantas son más vigorosas y suculentas, por lo tanto, el vigor de la planta está directamente asociado con la susceptibilidad (64). Lo antes indicado está relacionado con la forma de fertilización del maíz, pues lotes fertilizados con altas concentraciones de nitrógeno presentan mayor incidencia de huitlacoche, ya que este elemento favorece el desarrollo del hongo (28, 101).

Como se indicó anteriormente, la densidad de población juega un papel importante en la infección de este patógeno; en una investigación (47) se encontró que la incidencia de la infección fue menor en 6.6% con una densidad de 56 000 plantas en comparación con 35 000 plantas·ha⁻¹. También se probaron tres densidades de población (31 000; 46,500 y 62 000 plantas·ha⁻¹) en el Valle del Yaqui, pero no se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas (28).



En general, la temperatura, la época de lluvias, la humedad relativa, la fecha de siembra y la densidad de población del maíz son factores relacionados con la incidencia y severidad del huitlacoche (15); no obstante, las discrepancias sobre la influencia del porcentaje de humedad y temperatura en el desarrollo del huitlacoche también podrían atribuirse a las diferencias genéticas del material vegetal utilizado por los diferentes investigadores además de otras condiciones ambientales prevalentes en el sitio donde se realizaron las investigaciones.

Diversidad genética de las cepas de huitlacoche

La formación de las agallas en las plantas depende de la cepa de *U. maydis* y del genotipo del maíz (91). México es el centro de origen y distribución del maíz, por tal razón tiene la mayor variabilidad genética de *U. maydis* existente en el mundo; este hecho constituye una gran ventaja desde el punto de vista científico (106). Cuando se secuenció el genoma de *U. maydis* (45), se reveló la presencia de un número significativo de genes codificantes para la producción de enzimas de secreción, ordenados en 12 grupos de tres a seis genes cada uno los que muy probablemente representan islas de patogenicidad distribuidas en todo el genoma (45, 62).

Recientemente se realizó un estudio en el cual se hizo el aislamiento y caracterización de las cepas de más de 100 materiales genéticos de huitlacoche recolectadas en 42 zonas geográficas de nueve estados de México (Chiapas, Guanajuato, Hidalgo, México, Morelos, Puebla, Querétaro, Tlaxcala y Veracruz). Se comprobó la existencia de correlación positiva entre el origen de la cepa con el índice de severidad y con la variedad de maíz; además, se identificó a los maíces blancos como los más susceptibles al huitlacoche. También se encontró correlación entre el color de las agallas, la textura y el tamaño, ya que entre más oscuras eran más blandas y grandes. Esta caracterización detectó una alta diversidad genética entre las cepas lo cual hace suponer la existencia de subespecies, razas o biotipos de *U. maydis*, tal como se aprecia en el propio maíz (11) (Figura 19).

Al evaluarse tres fuentes de inóculo (Chapingo, Cholula y la combinación de éstas) en una variedad susceptible, se obtuvieron los siguientes rendimientos de huitlacoche: 4.26, 5.0 y 5.41 t·ha⁻¹, respectivamente y no se encontraron diferencias significativas; no obstante, el potencial para la producción comercial de estas cepas fue alentador (6). En otro estudio

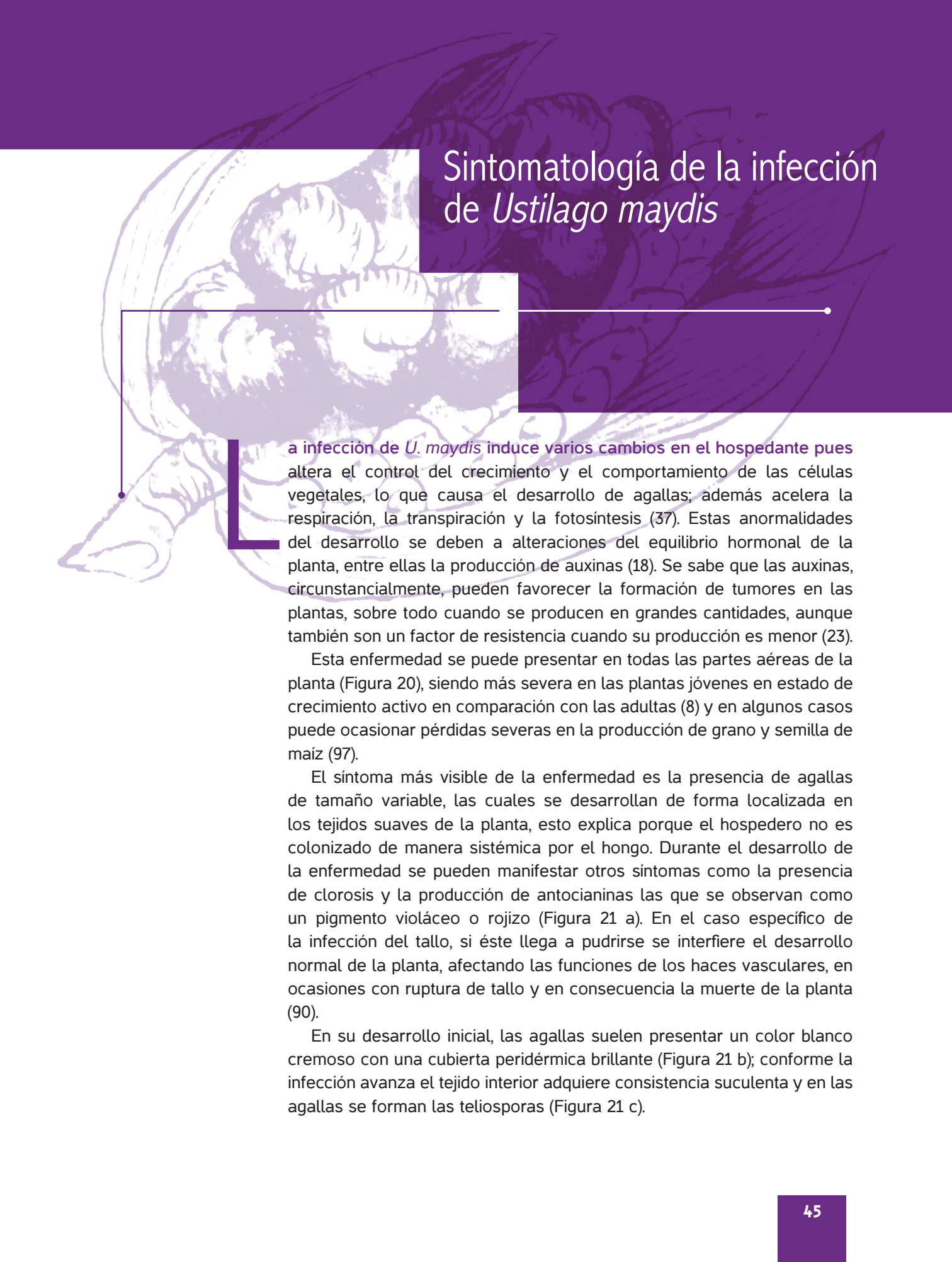


se evaluó la reacción de híbridos de maíz a cepas específicas de huitlacoche a cielo abierto y se encontró que la cepa 5-A-Oso presentó los mayores porcentajes de incidencia (81.07%) y de índice de severidad (33.18%), donde el rendimiento de huitlacoche por hectárea fue de 2 519.6 kg, y por planta inoculada de 49.7 g (103).

Figura 19. La gran diversidad de maíces en México genera una amplia gama de cepas de huitlacoche.







Sintomatología de la infección de *Ustilago maydis*

La infección de *U. maydis* induce varios cambios en el hospedante pues altera el control del crecimiento y el comportamiento de las células vegetales, lo que causa el desarrollo de agallas; además acelera la respiración, la transpiración y la fotosíntesis (37). Estas anormalidades del desarrollo se deben a alteraciones del equilibrio hormonal de la planta, entre ellas la producción de auxinas (18). Se sabe que las auxinas, circunstancialmente, pueden favorecer la formación de tumores en las plantas, sobre todo cuando se producen en grandes cantidades, aunque también son un factor de resistencia cuando su producción es menor (23).

Esta enfermedad se puede presentar en todas las partes aéreas de la planta (Figura 20), siendo más severa en las plantas jóvenes en estado de crecimiento activo en comparación con las adultas (8) y en algunos casos puede ocasionar pérdidas severas en la producción de grano y semilla de maíz (97).

El síntoma más visible de la enfermedad es la presencia de agallas de tamaño variable, las cuales se desarrollan de forma localizada en los tejidos suaves de la planta, esto explica porque el hospedero no es colonizado de manera sistémica por el hongo. Durante el desarrollo de la enfermedad se pueden manifestar otros síntomas como la presencia de clorosis y la producción de antocianinas las que se observan como un pigmento violáceo o rojizo (Figura 21 a). En el caso específico de la infección del tallo, si éste llega a pudrirse se interfiere el desarrollo normal de la planta, afectando las funciones de los haces vasculares, en ocasiones con ruptura de tallo y en consecuencia la muerte de la planta (90).

En su desarrollo inicial, las agallas suelen presentar un color blanco cremoso con una cubierta peridérmica brillante (Figura 21 b); conforme la infección avanza el tejido interior adquiere consistencia suculenta y en las agallas se forman las teliosporas (Figura 21 c).



Figura 20. Presencia inicial de tumores de *Ustilago maydis* en: (a) la inflorescencia masculina del maíz y (b) su etapa final en la mazorca, lo que ocasiona la pérdida de la cosecha.

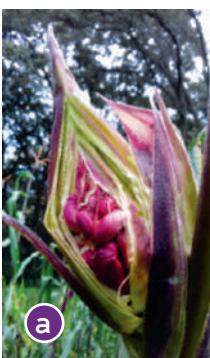


Figura 21. Desarrollo del huitlacoche en el que se muestran algunos síntomas: (a) pigmentación violácea del elote, (b) desarrollo inicial de las agallas y (c) elote completamente infectado con el hongo.

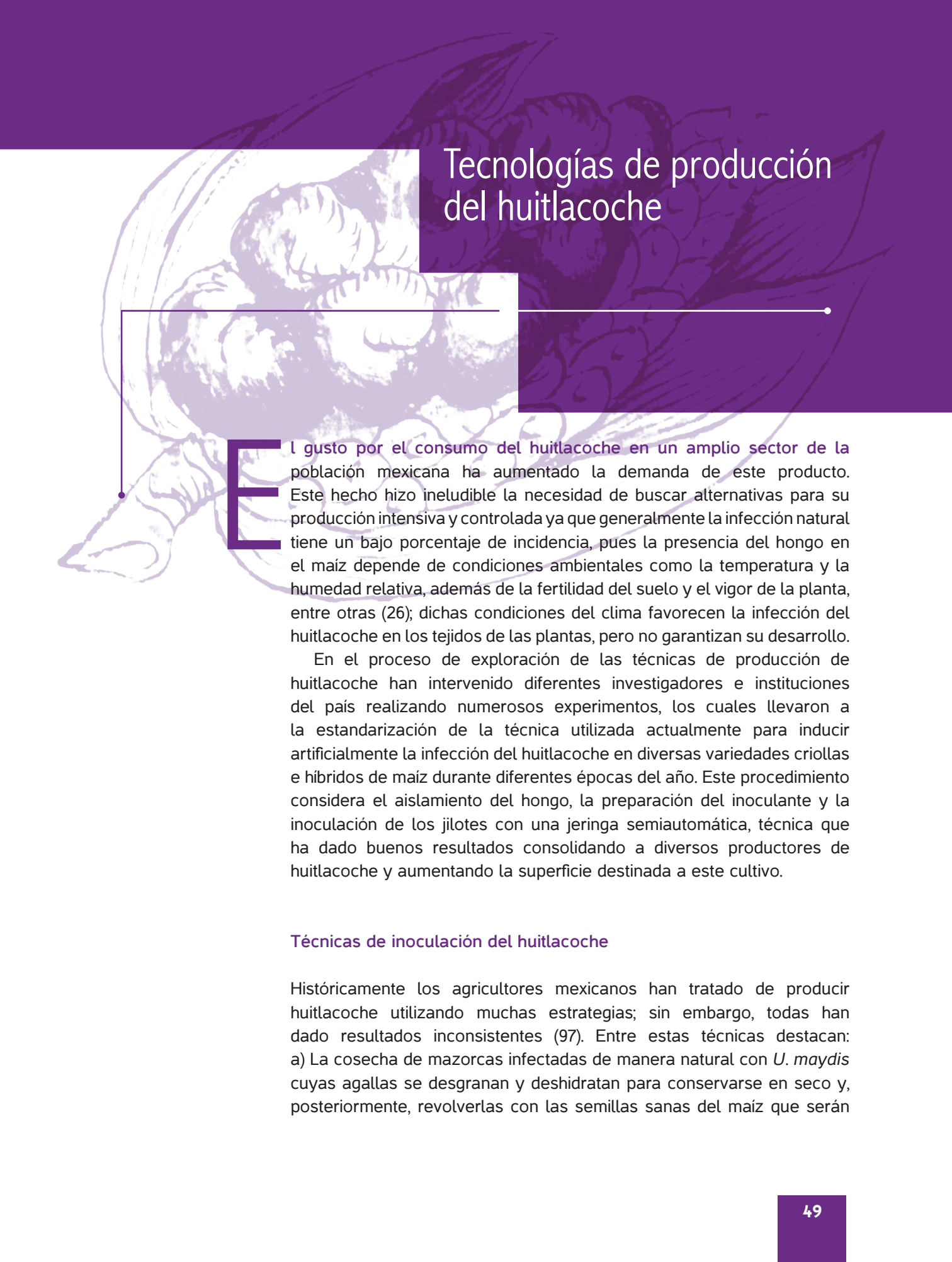


Cuando termina la maduración de las teliosporas, el tejido de las agallas se transforma en una masa pulverulenta de coloración negra (Figura 22); en ese momento el tejido peridérmico sufre una ruptura y provoca la liberación de las esporas. Las agallas pueden estar visibles en un periodo de 10 a 14 días después de la infección y suelen madurar en un lapso no menor a tres semanas después de la infección de los ovarios.



Figura 22. Agallas de huitlacoche completamente maduras (polverulentas) en: (a) mazorca y (b) en espiga al momento de la liberación de las teliosporas.





Tecnologías de producción del huilacoche

El gusto por el consumo del huilacoche en un amplio sector de la población mexicana ha aumentado la demanda de este producto. Este hecho hizo ineludible la necesidad de buscar alternativas para su producción intensiva y controlada ya que generalmente la infección natural tiene un bajo porcentaje de incidencia, pues la presencia del hongo en el maíz depende de condiciones ambientales como la temperatura y la humedad relativa, además de la fertilidad del suelo y el vigor de la planta, entre otras (26); dichas condiciones del clima favorecen la infección del huilacoche en los tejidos de las plantas, pero no garantizan su desarrollo.

En el proceso de exploración de las técnicas de producción de huilacoche han intervenido diferentes investigadores e instituciones del país realizando numerosos experimentos, los cuales llevaron a la estandarización de la técnica utilizada actualmente para inducir artificialmente la infección del huilacoche en diversas variedades criollas e híbridos de maíz durante diferentes épocas del año. Este procedimiento considera el aislamiento del hongo, la preparación del inoculante y la inoculación de los jilotes con una jeringa semiautomática, técnica que ha dado buenos resultados consolidando a diversos productores de huilacoche y aumentando la superficie destinada a este cultivo.

Técnicas de inoculación del huilacoche

Históricamente los agricultores mexicanos han tratado de producir huilacoche utilizando muchas estrategias; sin embargo, todas han dado resultados inconsistentes (97). Entre estas técnicas destacan: a) La cosecha de mazorcas infectadas de manera natural con *U. maydis* cuyas agallas se desgranar y deshidratan para conservarse en seco y, posteriormente, revolverlas con las semillas sanas del maíz que serán



utilizadas en el siguiente ciclo de siembra, con el propósito de estimular la infección del huitlacoche en el cultivo; b) la producción empírica basada en los conocimientos tradicionales de los campesinos, para tratar de inducir la presencia del hongo mediante la colecta y dispersión de teliosporas de *U. maydis* en sus terrenos sembrados con maíz y la aplicación de las teliosporas directamente sobre los estilos de los jilotes (12) y c) la inoculación artificial de las basidiosporas en los tejidos de las plantas, las cuales se suministran mediante una inyección que puede realizarse a través del canal de los estigmas; una inyección transversal al jilote en dos o tres puntos equidistantes o mediante una sola inyección transversal en la mitad del jilote (106).

Asimismo se han evaluado otros métodos de inoculación (15) como rociar las plantas con una suspensión de esporidias, la inoculación de verticilos o inyectar la suspensión de esporidias de *U. maydis* en plántulas de maíz. También se comparó la aspersión de las teliosporas al cogollo de la planta en la etapa de seis a ocho hojas versus inyectarlas en el jilote cuando el cultivo alcanzó el 50% de la polinización; de estos métodos el segundo obtuvo los mejores resultados (25). En otra investigación se probó el rociado, espolvoreado, untado, sumergido y la inyección de soluciones con basidiosporas en raíces, tallos, yemas, nudos, inflorescencias y jilotes (73), con el último método se pudo incrementar la incidencia del huitlacoche. En otro trabajo, se reportó la inyección longitudinal a través del canal de los estilos, sin causar daño mecánico previo a los tejidos, como el método más adecuado para producir huitlacoche (101).

También se han propuesto métodos para inducir la infección del huitlacoche con el propósito de estudiar la interacción hospedero-patógeno y para la producción de huitlacoche como alimento. En ambos casos los estudios incluyen el órgano específico de la planta a infectar (tallos, nudos, hojas, elotes, etc.), así como las variedades de maíz (susceptibles vs resistentes; criollas vs híbridas), el tipo de inóculo (teliosporas vs esporidias), la edad de la planta, el grado de madurez de los jilotes y la concentración del inóculo, entre otros (12).

En otra búsqueda se probó la aspersión del inóculo entre el sexto y octavo nudo del tallo, con resultados significativos. También se intentó combinar la inoculación en el raquis y los estigmas del jilote usando diferentes procedimientos, como cubrir los jilotes con bolsa de papel, bolsa de plástico (o no utilizar bolsa) considerando dos fechas de inoculación (66). Con la inyección de las teliosporas al jilote se obtuvieron



Figura 23. Inyección del inóculo de huitlacoche en el jilote haciendo uso de una jeringa semiautomática: (a y b) inyección de la solución de esporidias y (c) puntos de inyección en el jilote.

resultados significativos en la primera fecha, y el método que estimuló mejor la formación de agallas consistió en cubrir el jilote con una bolsa de papel para evitar la polinización. En la segunda fecha el mejor efecto se obtuvo con la inyección de las teliosporas en el jilote (17).

Actualmente los mejores resultados en lo referente a la producción de agallas en el elote se han obtenido inyectando una solución de esporidias de *U. maydis* suspendidas en agua destilada estéril directamente a través del canal de los estigmas del jilote (89) (Figura 23). Esta técnica se ha utilizado de forma exitosa y extensiva en el desarrollo de estudios genéticos y para la producción comercial de huitlacoche en variedades de maíz susceptibles a este hongo; adicionalmente se ha empleado en experimentos de campo e invernadero logrando una alta incidencia y severidad de la infección en jilotes (21, 55, 64, 68, 84, 99).

Aunque la gran mayoría de las variedades de maíz presentan algún grado de resistencia al ataque de *U. maydis*, las de grano dulce son las más susceptibles a esta enfermedad (67). La producción comercial inducida de este hongo está basada en el uso de maíces híbridos comerciales para la obtención de elote, creando así una dependencia de la disponibilidad en el mercado de dichos híbridos y de la búsqueda permanente de la susceptibilidad en éstos mediante la producción asistida del huitlacoche (30).



Procedimiento convencional para la producción del inóculo

El proceso de producción de huitlacoche inicia con la colecta de las cepas en campo, de preferencia las de elotes infectados de forma natural; dichas cepas se aíslan en el laboratorio con el propósito de purificarlas e incrementarlas para preparar la solución inoculante, la cual será trasladada al campo para ser inyectada en los jilotes. A partir de ese momento y dependiendo de las condiciones ambientales y la susceptibilidad del hospedero, transcurrirán aproximadamente tres semanas para la cosecha, embalaje y comercialización del huitlacoche, procedimiento que se detalla a continuación.

Colecta de las cepas

Las cepas se colectan de elotes y mazorcas infectados de manera natural; debido a lo perecedero de este hongo cada colecta se debe manejar por separado, etiquetarse y transportarse al laboratorio a una temperatura entre 4 a 10°C para su mejor conservación hasta el momento en que se aíslan las esporas del hongo en el laboratorio (Figura 24).

Aislamiento e incremento del hongo

La metodología utilizada para el incremento del inóculo del huitlacoche es, normalmente, la recomendada para el aislamiento de bacterias (2).



Figura 24.
Condiciones para el traslado
de las cepas de huitlacoche,
colectadas en campo,
hasta el laboratorio.



El adecuado desarrollo del hongo bajo condiciones de laboratorio se puede diferenciar entre 25 a 30 días después de la siembra, porque si se amplía el tiempo de conservación de la cepa en la caja de Petri, se corre el riesgo de que el medio de cultivo se deshidrate y la cepa pierda patogenicidad o se contamine (Figura 25 a, b, c, d y e).

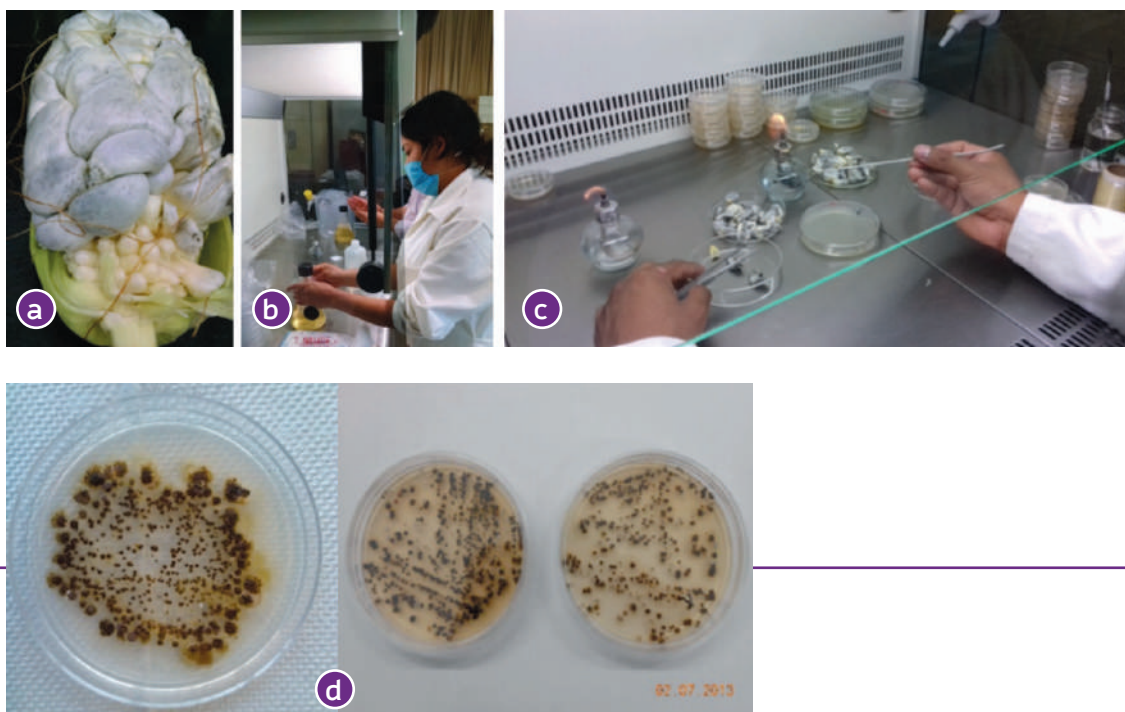
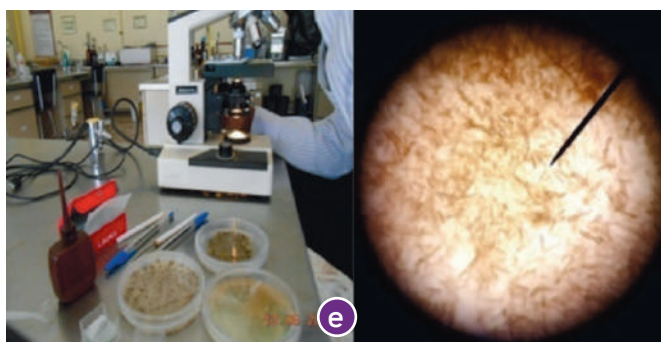


Figura 25. Aislamiento e incremento del inóculo de huitlacoche en el laboratorio: (a) mazorca cubierta con agallas de huitlacoche infectada de forma natural, (b) preparación del medio de cultivo, (c) siembra de las esporidias, d) desarrollo de las esporas en el medio de cultivo y (e) verificación de la calidad del inóculo.





Preparación de la solución inoculante

Para la preparación del inóculo se utilizan cajas de Petri con el hongo bien desarrollado y libre de contaminantes, el cual se diluye en agua destilada estéril adicionándole un antibiótico de amplio espectro (Figura 26). La concentración de las esporas para la inoculación de los jilotes en campo se ajusta a $1 \cdot 10^{-6}$ basidiosporas·mL⁻¹ de agua destilada estéril (104). El desarrollo de la enfermedad, medida en términos de la incidencia y la severidad en las mazorcas, depende del estricto ajuste de la concentración del inóculo utilizado, pues se ha observado un incremento de más del 40% en la incidencia de las agallas, cuando la concentración se aumenta de 10^3 a 10^6 basidiosporas·mL⁻¹ (20); por tal razón, se recomienda utilizar inóculo con concentraciones de 10^5 y 10^6 basidiosporas·mL⁻¹; que en diversos experimentos han obtenido óptimos resultados (21, 65, 73, 89, 106).



Figura 26.
Preparación
de la solución
inoculante del
huitlacoche, de
acuerdo con la
concentración

Análisis de compatibilidad de cepas de huitlacoche

El proceso de apareamiento de las células del huitlacoche está regulado por un sistema de reconocimiento sexual en el cual intervienen células haploides gemantes de detección tipos a y b; por tal motivo es necesario hacer el análisis y la identificación del tipo de crecimiento de cada célula. Para identificar la compatibilidad sexual de las levaduras de *U. maydis*, conocidas como cepas con variantes alélicas a y b diferentes, comúnmente se aplica la técnica de reacción Fuzz (4). El procedimiento consiste en hacer por separado, en cajas de Petri con medio de cultivo para crecimiento PDA (papa-dextrosa-agar), los aislamientos y la obtención de las cepas, posteriormente éstas se deben aparear por pares 10 μ L con $1 \cdot 10^{-6}$ levaduras suspendidas en medio YPD, compuesto de 4% de dextrosa, 4% de peptona, 2% de extracto de levadura, de 1 a 5% de carbón activado y 2.7% de agar.



Al observar las cepas en la caja de Petri se debe identificar la presencia de una colonia blanca con aspecto algodonoso lo que indica el crecimiento micelial del hongo, cuando esto ocurre la reacción Fuzz se considera exitosa (Figura 27). Si del resultado del apareamiento se originara una colonia de apariencia cremosa, lisa y con crecimiento en forma de levadura, este apareamiento entre cepas se consideraría incompatible, luego entonces, la reacción Fuzz sería negativa. Con estos resultados es factible realizar mezclas correctas para la preparación del inóculo virulento.

Figura 27. Crecimiento de micelio algodonoso de huitlacoche en la caja de Petri.





Producción del inóculo por medio del aislamiento de cepas compatibles

Entre los factores que pueden afectar la producción y la calidad de huitlacoche están la deficiente eficacia del inóculo, el momento oportuno de la inyección y el periodo de cosecha, además de la variedad de maíz cultivada y la patogenicidad de las cepas de *U. maydis* utilizadas para la inoculación (102, 66). Estos factores pueden afectar ciertas características del huitlacoche como el sabor, el aroma y el valor nutricional (96). Para la producción de huitlacoche, el inoculante debe obtenerse mediante un proceso controlado. En primer lugar, dos cepas sexualmente compatibles de *U. maydis* se mantienen por separado en un medio de cultivo ácido de papa-dextrosa-agar (aPDA) y se cultivan por separado en 50 ml de caldo de papa-dextrosa (PDB) en agitación constante a temperatura ambiente durante 18 a 24 h para obtener el preinoculante. A continuación, se cultivan 0.5 ml de ese preinoculante en 100 ml de PDB en agitación constante durante 12 a 18 h para obtener el inoculante (16). Para la inoculación de las basidiosporas de cada cepa se ajustan a una concentración de 10 células·ml⁻¹ de la solución preinoculante y luego se mezclan (67).

Para la producción de biomasa del inóculo mediante el método de Taguchi, se determinó que las condiciones óptimas son: pH neutro, velocidad de agitación de 200 rpm, y una concentración de 40 g·l⁻¹ de glucosa en el medio (Figura 28). Estos fueron los elementos más importantes en la producción de biomasa de la cepa de *U. maydis* (FBD12U), con los cuales se logró obtener una biomasa máxima de 15.67 g·l⁻¹ en 48 h (16).

La inoculación de los jilotes con el inoculante obtenido a partir de la mezcla de cepas sexualmente compatibles se realiza inyectando la suspensión de las esporas en el canal de los estilos cuando éstos apenas han emergido (de unas horas a un día) o en cualquier órgano tierno de la planta de acuerdo con el objetivo de la investigación (87).

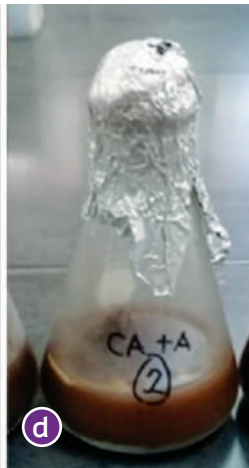


Figura 28. Desarrollo de diferentes cepas de huitlacoche para pruebas de compatibilidad: (a) cepa local, (b) aislamiento de la cepa, (c) formas de crecimiento de las cepas y (d) combinación de cepas en medio líquido.

Inoculación de los jilotes en el campo

La inoculación de los jilotes se lleva a cabo cuando sus estilos han alcanzado de 3.0 a 5.0 cm de longitud fuera de las brácteas; el inóculo se aplica con una jeringa semiautomática estéril inyectando 3.0 mL de la suspensión por jilote, distribuidos en dos o tres puntos equidistantes del mismo (Figura 29 a, b y c). Como se ha indicado, *U. maydis* se desarrolla en los órganos meristemáticos de la planta de maíz, por lo cual la infección puede desarrollarse en cualquier parte tierna de la misma donde completará su ciclo de vida (12, 106).

Los máximos rendimientos y la mejor calidad del huitlacoche se obtienen de 16 a 17 días después de la inoculación (99). Sin embargo, la polinización es un factor importante que debe considerarse, debido a que en jilotes recién polinizados se podría reducir la formación de agallas hasta en un 50% (20, 21), y aunque controlar la polinización por medio del desespigado puede ser costoso es necesario realizarlo para mejorar la eficacia de la producción de huitlacoche.

Figura 29. Talleres de capacitación de campesinos en la inoculación del huitlacoche: (a) San Mateo Actipan, Calpulalpan, Tlaxcala, (b) San Felipe del Progreso, Estado de México y (c) Comunidad de Vicente Guerrero, Española, Tlaxcala.





Cosecha y embalaje de huitlacoche

Después de concluida la inoculación, el momento para la cosecha del huitlacoche, dependerá de las condiciones ambientales del sitio donde se desarrolle la producción; por ejemplo, en lugares cálidos el periodo de la inoculación a la cosecha requiere de 14 a 18 días mientras que en zonas templadas este periodo se amplía de 25 a 35 días hasta iniciar la cosecha. Los criterios para decidir cuál o cuáles huitlacoche se deben cosechar son los siguientes:

- La mazorca se debe ver completamente abultada por el crecimiento de las agallas del huitlacoche aún sin emerger (Figura 30 a).
- Las brácteas o totomoxtle que cubren a la mazorca de huitlacoche deben presentar una coloración verde pálido (Figura 30 b).

Figura 30. Criterios para elegir los huitlacoche que se van a cosechar: (a) mazorca abultada por las agallas del hongo y (b) brácteas de la mazorca con tonalidades verde pálido.





La cosecha se debe realizar por las mañanas para sortear las horas de mayor incidencia solar a fin de evitar que el producto se deshidrate y pierda calidad (Figura 31).

El procedimiento para realizar la cosecha consiste en sujetar con una mano la mazorca infectada y separarla ligeramente del tallo, y con la otra realizar el corte con un cuchillo tipo tranchete. Las mazorcas cosechadas se deben colocar en cajas de madera o plástico, preferentemente en forma horizontal para evitar que se maltraten y pierdan calidad durante el transporte.

El embalaje del huitlacoche se hace en cajas tipo tomatara de madera, plástico o cartón, en las que se coloca el producto en mazorca, en este caso se pone de forma ordenada cada pieza dentro de la caja con capacidad de 12 a 15 kg como máximo, quedando así listas para su transporte (Figura 32 a, b y c).

El huitlacoche también se puede embalar rebanado; para llevar a cabo este procedimiento primero se deben separar las hojas o totemoxtle de las mazorcas infectadas sin eliminarlas, de tal forma que queden como asidera, para sujetarlas durante el proceso de rebanado, el cual se realiza con un cuchillo mediano tipo cebollero (Figura 33 a, b y c).



Figura 31. La cosecha del huitlacoche se debe realizar preferentemente en las horas de menor calor.

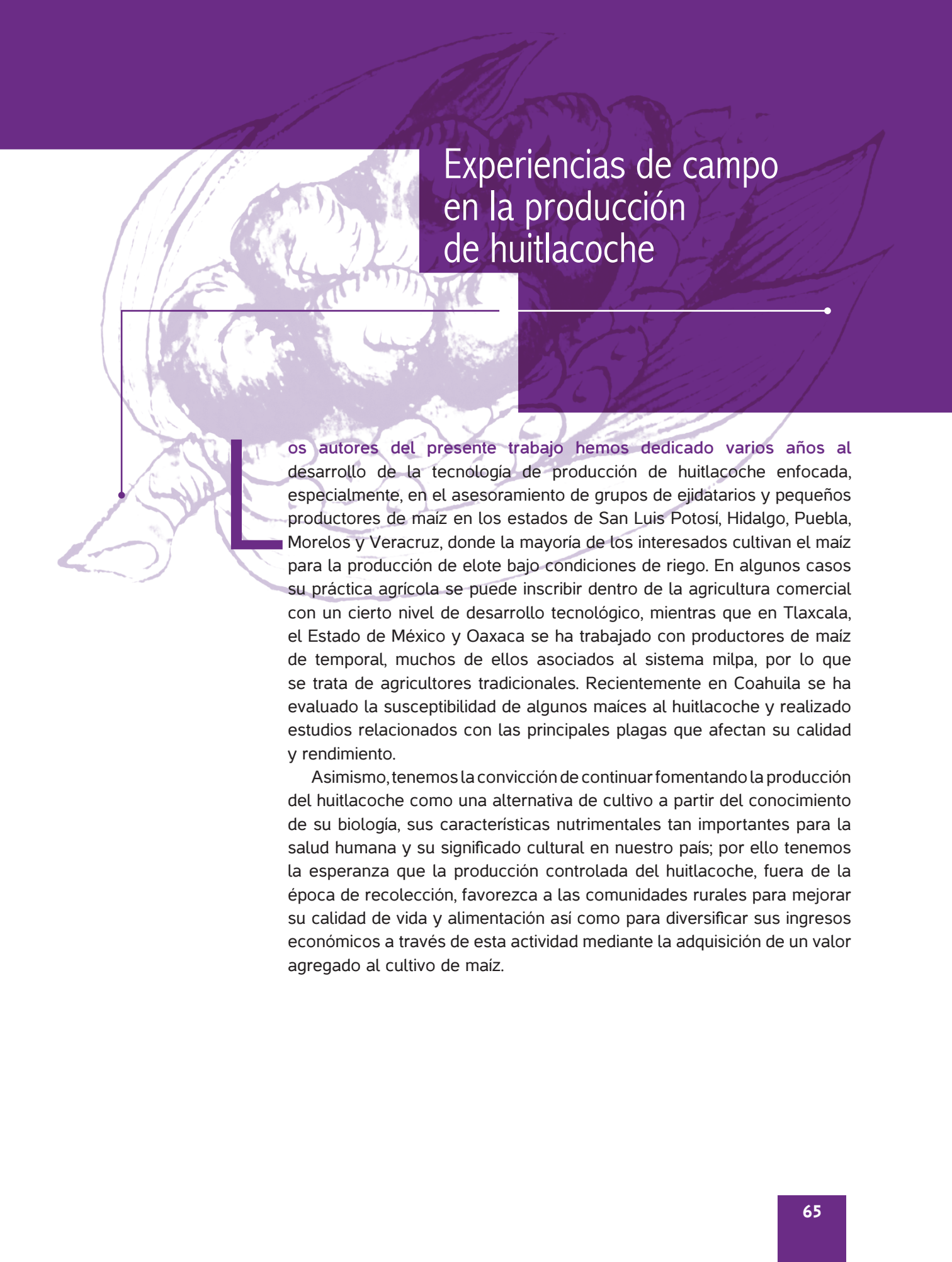


Figura 32. Forma como se deben acomodar los elotes con huitlacoche durante el embalaje en las cajas: (a) de madera, (b) de plástico y (c) transporte.



Figura 33. Proceso de rebanado del huitlacoche: (a) en mazorca con sus hojas como asidera, (b) proceso de rebanado y (c) embalaje a granel de huitlacoche rebanado.



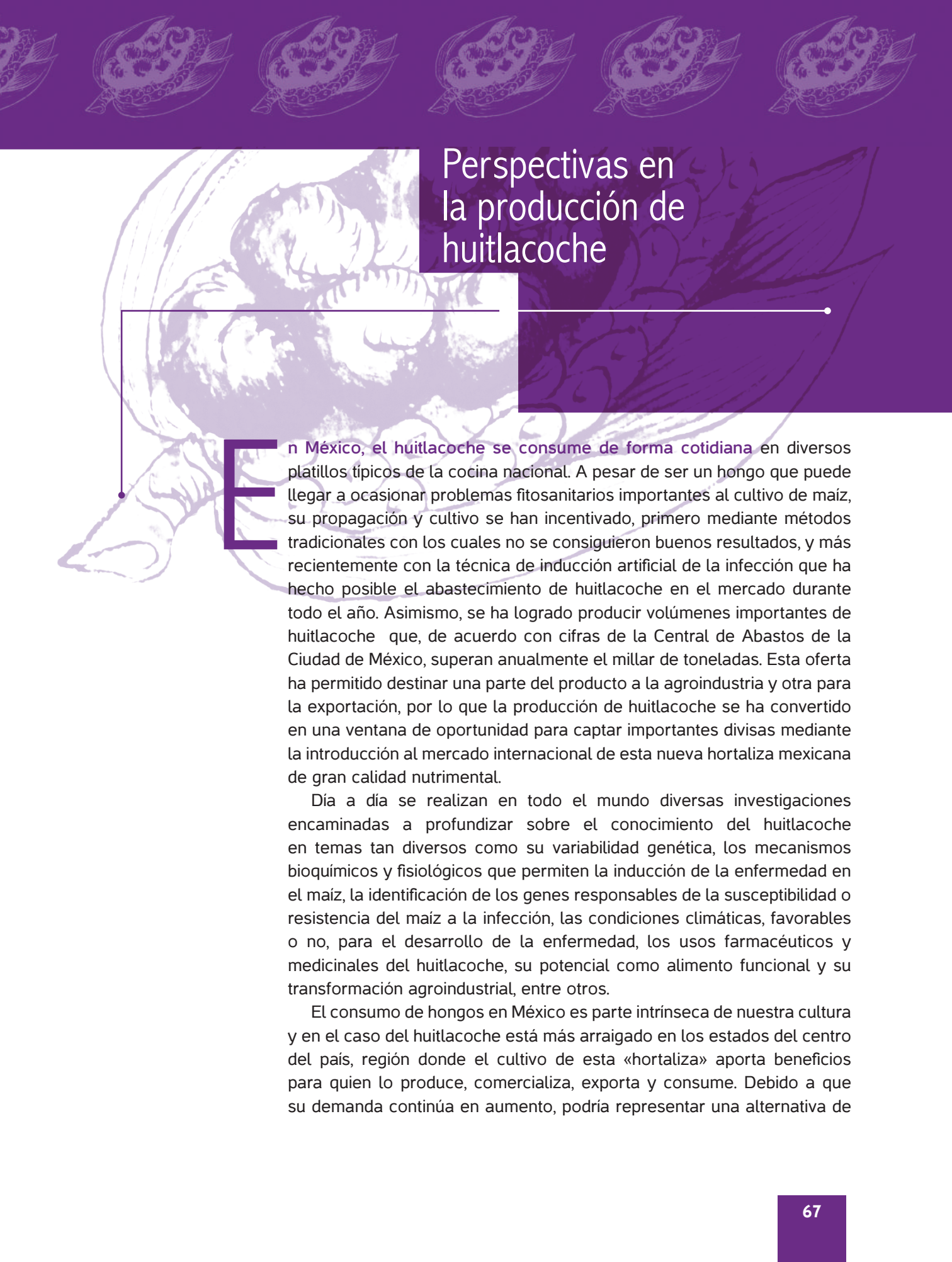


Experiencias de campo en la producción de huitlacoche

Los autores del presente trabajo hemos dedicado varios años al desarrollo de la tecnología de producción de huitlacoche enfocada, especialmente, en el asesoramiento de grupos de ejidatarios y pequeños productores de maíz en los estados de San Luis Potosí, Hidalgo, Puebla, Morelos y Veracruz, donde la mayoría de los interesados cultivan el maíz para la producción de elote bajo condiciones de riego. En algunos casos su práctica agrícola se puede inscribir dentro de la agricultura comercial con un cierto nivel de desarrollo tecnológico, mientras que en Tlaxcala, el Estado de México y Oaxaca se ha trabajado con productores de maíz de temporal, muchos de ellos asociados al sistema milpa, por lo que se trata de agricultores tradicionales. Recientemente en Coahuila se ha evaluado la susceptibilidad de algunos maíces al huitlacoche y realizado estudios relacionados con las principales plagas que afectan su calidad y rendimiento.

Asimismo, tenemos la convicción de continuar fomentando la producción del huitlacoche como una alternativa de cultivo a partir del conocimiento de su biología, sus características nutrimentales tan importantes para la salud humana y su significado cultural en nuestro país; por ello tenemos la esperanza que la producción controlada del huitlacoche, fuera de la época de recolección, favorezca a las comunidades rurales para mejorar su calidad de vida y alimentación así como para diversificar sus ingresos económicos a través de esta actividad mediante la adquisición de un valor agregado al cultivo de maíz.





Perspectivas en la producción de huitlacoche

En México, el huitlacoche se consume de forma cotidiana en diversos platillos típicos de la cocina nacional. A pesar de ser un hongo que puede llegar a ocasionar problemas fitosanitarios importantes al cultivo de maíz, su propagación y cultivo se han incentivado, primero mediante métodos tradicionales con los cuales no se consiguieron buenos resultados, y más recientemente con la técnica de inducción artificial de la infección que ha hecho posible el abastecimiento de huitlacoche en el mercado durante todo el año. Asimismo, se ha logrado producir volúmenes importantes de huitlacoche que, de acuerdo con cifras de la Central de Abastos de la Ciudad de México, superan anualmente el millar de toneladas. Esta oferta ha permitido destinar una parte del producto a la agroindustria y otra para la exportación, por lo que la producción de huitlacoche se ha convertido en una ventana de oportunidad para captar importantes divisas mediante la introducción al mercado internacional de esta nueva hortaliza mexicana de gran calidad nutrimental.

Día a día se realizan en todo el mundo diversas investigaciones encaminadas a profundizar sobre el conocimiento del huitlacoche en temas tan diversos como su variabilidad genética, los mecanismos bioquímicos y fisiológicos que permiten la inducción de la enfermedad en el maíz, la identificación de los genes responsables de la susceptibilidad o resistencia del maíz a la infección, las condiciones climáticas, favorables o no, para el desarrollo de la enfermedad, los usos farmacéuticos y medicinales del huitlacoche, su potencial como alimento funcional y su transformación agroindustrial, entre otros.

El consumo de hongos en México es parte intrínseca de nuestra cultura y en el caso del huitlacoche está más arraigado en los estados del centro del país, región donde el cultivo de esta «hortaliza» aporta beneficios para quien lo produce, comercializa, exporta y consume. Debido a que su demanda continúa en aumento, podría representar una alternativa de

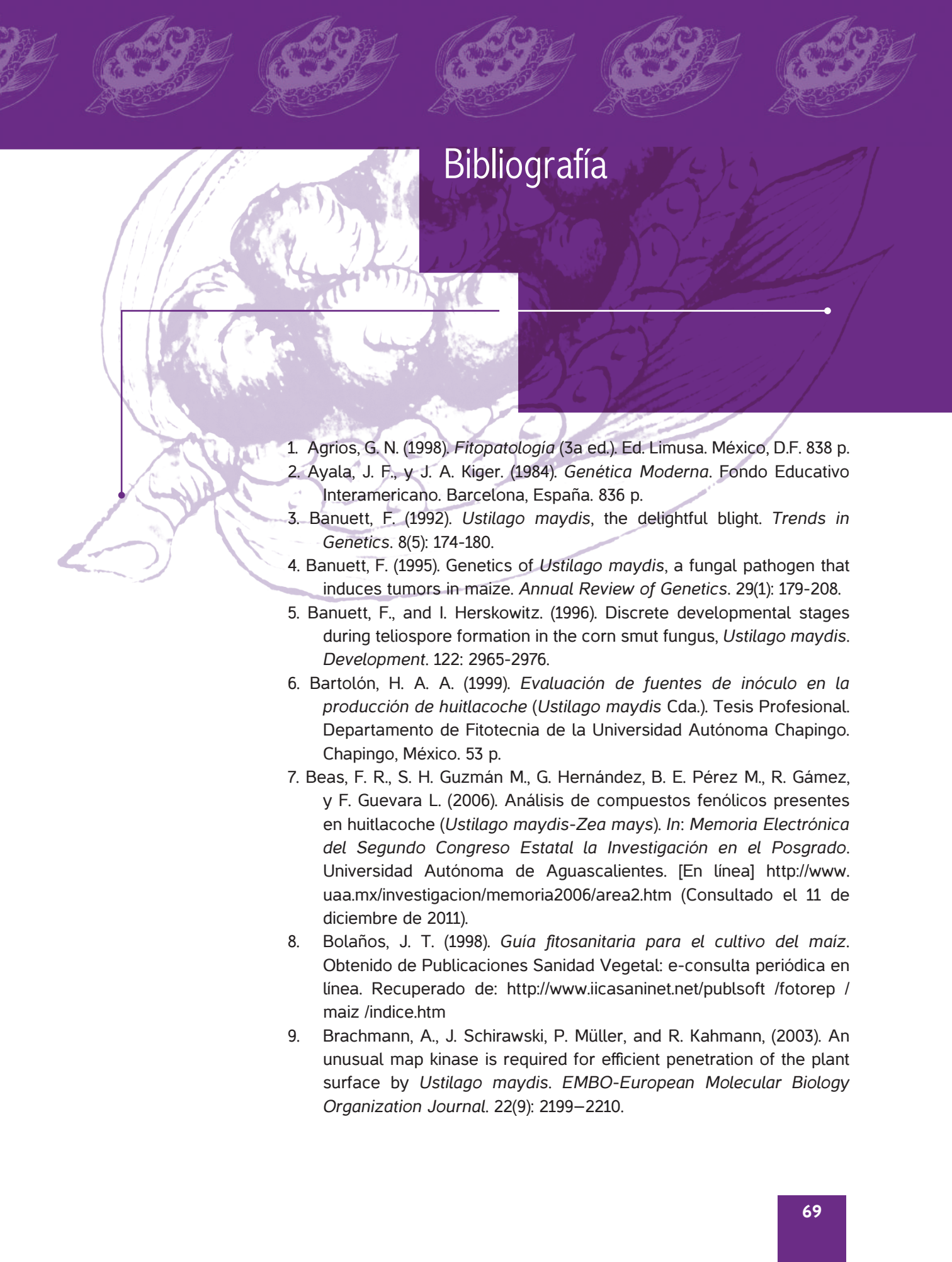


cultivo para pequeños y medianos productores de maíz y una fuente de empleo para quienes quieran dedicarse a la producción de inóculo de excelente calidad que garantice al productor el éxito de su cultivo.

Aunque la tecnología de producción del huitlacoche está muy avanzada y en cierta forma estandarizada, su éxito aún depende de aspectos como:

1. La identificación, caracterización y conservación de cepas altamente patogénicas y virulentas.
2. La selección de materiales genéticos de maíces susceptibles y específicos para la producción del hongo.
3. El establecimiento de siembras escalonadas.
4. La definición del tamaño apropiado de la parcela.
5. La eficiencia de la técnica de inoculación.
6. El desarrollo de un paquete tecnológico específico que garantice alta productividad y calidad de agallas.
7. El momento óptimo para la cosecha a fin de evitar pérdidas.
8. La identificación y combate de plagas y enfermedades que demeritan la productividad y calidad del huitlacoche.
9. El manejo de postcosecha del producto.
10. Los métodos de conservación del huitlacoche.
11. El desarrollo de subproductos que permitan mayor competitividad en el mercado.
12. La difusión de sus propiedades y beneficios para la salud humana.
13. La necesidad de conocer estadísticas relacionadas con la superficie sembrada y cosechada de huitlacoche, sus rendimientos promedio y los volúmenes que se comercializan regional y nacionalmente, así como los de exportación.

Finalmente, se puede decir que el huitlacoche ha surgido como un cultivo alternativo con amplias expectativas a futuro, por tal razón, si su producción se fundamenta en los principios de la agricultura comprometida con el ambiente, prevalecerá indefinidamente beneficiando a toda la red de actores que en ella convergen.



Bibliografía

1. Agrios, G. N. (1998). *Fitopatología* (3a ed.). Ed. Limusa. México, D.F. 838 p.
2. Ayala, J. F., y J. A. Kiger. (1984). *Genética Moderna*. Fondo Educativo Interamericano. Barcelona, España. 836 p.
3. Banuett, F. (1992). *Ustilago maydis*, the delightful blight. *Trends in Genetics*. 8(5): 174-180.
4. Banuett, F. (1995). Genetics of *Ustilago maydis*, a fungal pathogen that induces tumors in maize. *Annual Review of Genetics*. 29(1): 179-208.
5. Banuett, F., and I. Herskowitz. (1996). Discrete developmental stages during teliospore formation in the corn smut fungus, *Ustilago maydis*. *Development*. 122: 2965-2976.
6. Bartolón, H. A. A. (1999). *Evaluación de fuentes de inóculo en la producción de huitlacoche (Ustilago maydis Cda.)*. Tesis Profesional. Departamento de Fitotecnia de la Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 53 p.
7. Beas, F. R., S. H. Guzmán M., G. Hernández, B. E. Pérez M., R. Gámez, y F. Guevara L. (2006). Análisis de compuestos fenólicos presentes en huitlacoche (*Ustilago maydis*-*Zea mays*). In: *Memoria Electrónica del Segundo Congreso Estatal la Investigación en el Posgrado*. Universidad Autónoma de Aguascalientes. [En línea] <http://www.uaa.mx/investigacion/memoria2006/area2.htm> (Consultado el 11 de diciembre de 2011).
8. Bolaños, J. T. (1998). *Guía fitosanitaria para el cultivo del maíz*. Obtenido de Publicaciones Sanidad Vegetal: e-consulta periódica en línea. Recuperado de: <http://www.iicasaninet.net/publsoft /fotorep /maiz /indice.htm>
9. Brachmann, A., J. Schirawski, P. Müller, and R. Kahmann, (2003). An unusual map kinase is required for efficient penetration of the plant surface by *Ustilago maydis*. *EMBO-European Molecular Biology Organization Journal*. 22(9): 2199–2210.



10. Brefort, T., G. Doehlemann, A. Mendoza-Mendoza, S. Reissmann, A. Djamei and R. Kahmann (2009). *Ustilago maydis* as a Pathogen. *Annual Review of Phytopathology*. 47(1): 423-445.
11. Calderón, F. M. L. (2010). *Caracterización clásica y molecular del huitlacoche [Ustilago maydis D.C. (Corda)], hongo de importancia social y económica en la región central de México*. Tesis de Doctorado. Posgrado en Estrategias para el Desarrollo Agrícola Regional. Colegio de Posgraduados, Campus Puebla. Puebla, Puebla. 170 p.
12. Castañeda-de León, V. T. y H. Leal-Lara (2012). Logros y desafíos de la producción masiva de “cuitlacoche” *Ustilago maydis* en México. pp. 193-206. In: *Hongos Comestibles en Iberoamérica*. J. E. Sánchez & G. Mata (eds.). El Colegio de la Frontera Sur, México, D.F.
13. Castañeda-de León, V., D. Martínez-Carrera, P. Morales-Almora, M. Sobal-Cruz, A. Gil-Muñoz, y H. Leal-Lara. (2016). El cuitlacoche, producto de la interacción *Ustilago maydis*-maíz, una aportación de México al mundo en el sistema agroalimentario microbiano. Capítulo 31, pp. 641-694. In: *Ciencia, Tecnología e Innovación en el Sistema Agroalimentario de México*, COLPOS, 2016.
14. CEDA-DF. (2007). *Temporada de huitlacoche en la Central de Abastos de la Ciudad de México (CEDA-DF)*. CEDA. Subgerencia de Promoción y Difusión Comercial. Boletín No. 92. Antropológicas. México, D.F. 1 p.
15. Christensen, J. J. (1963). *Corn smut caused by Ustilago maydis*. *Monograph* No. 2. Minnesota Agricultural Experimental Station; paper no. 1119. The American Phytopathological Society. Worcester, Mass. 41 p.
16. Cornejo-Manzón, M., M. E. Jaramillo-Flores, L. Villa-Tanaca, and H. Hernández-Sánchez. (2008). Optimization of biomass by *Ustilago maydis* in submerged culture using Taguchi experimental design”. *Biotechnology*. 7(4): 818–821.
17. Cruz, S. D. (2006). *Incidencia inducida del huitlacoche [Ustilago maydis (D.C.) Cda.] en maíz*. Tesis de Licenciatura. Departamento de Fitotecnia. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 51 p.
18. Dickinson, C. H., y J. A. Lucas. (1987). *Patología Vegetal y Patógenos de Plantas*. Editorial Limusa. México, D.F. pp. 57-59, 117 y 195.
19. Dikeman, C. L., L. L. Bauer, E. A. Flickinger, and G. C. Fahey, Jr. (2005). Effects of stage of maturity and cooking on the chemical composition of select mushroom varieties. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 53(4): 1130–1138.



20. Doebley, J. and M. M. Goodman. (1984). Isozyme variation in the races of maize from Mexico. *American Journal of Botany*. 72(5): 629-639.
21. Doehlemann, G., R. Wahl, R. J. Horst, L. M. Voll, B. Usadel, F. Poree, et al. (2008). Reprogramming a maize plant: transcriptional and metabolic changes induce by the fungal biotroph *Ustilago maydis*. *The Plant Journal*. 56(2): 181-195.
22. Du Toit, L. J. and J. K. Pataky. (1999a). Effects of silk maturity and pollination on infection of maize ears by *Ustilago maydis*. *Plant Disease*. 83(7): 621-626.
23. Du Toit, L. J., and J. K. Pataky. (1999b). Variation associated with silk channel inoculation for common smut of sweet corn. *Plant Disease*. 83(8): 727-732.
24. Feldbrügge, M., J. Kämper, G. Steinberg and R. Kahmann. (2004). Regulation of mating and pathogenic development in *Ustilago maydis*. *Current Opinions in Microbiology*. 7(6): 666–672.
25. Flores del Campo, R. J. (1991). *Producción de huitlacoche [Ustilago maydis (DC) Cda.] probando tres métodos de inoculación en tres variedades de maíz (Zea mays L.)*. Tesis profesional. ITESM. Monterrey, México. 40 p.
26. Galindo, M. J. E. (2005). *Susceptibilidad de genotipos de maíz inoculados artificialmente con Ustilago maydis (D.C.)* Corda. Tesis Profesional. Centro de Estudios Profesionales del Colegio Superior Agropecuario del Estado de Guerrero (CEP-CSAEGRO). Iguala, Gro. 94 p.
27. García-Muse, T., G. Steinberg and J. Perez-Martin. (2003). Pheromone-induced G2 arrest in the phytopathogenic fungus *Ustilago maydis*. *Eukaryotic Cell*. 2: 494–500.
28. Garibaldi, C. J. M. (2003). Fertilización nitrogenada y densidad de plantas de maíz *Zea mays* L. con fertirrigación y acolchado plástico en la producción de huitlacoche *Ustilago maydis* (D.C.) Corda en el Valle del Yaqui, Sonora. Tesis de Maestría. Instituto Tecnológico de Sonora. 50 p.
29. Garrido, P. E. (2004). Análisis de la proteína Crk1, una quinasa integradora de señales ambientales en el hongo del carbón del maíz, *Ustilago maydis*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid, España. 110 p.
30. Gómez, P. A. (2011). Reacción de familias de medios hermanos maternos de maíz derivados de la variedad Cafime SM13 a la inoculación con huitlacoche [*Ustilago maydis* (D.C.) Cda]. Tesis Profesional. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 53 p.



31. González, A. L. G. (2006). Productos de México: Regalos de México para el mundo. *Revista Virtual Gastronómica*, No. 2. [En línea]: http://web.uaemex.mx/Culinaria/segundo_numero/articulo01.htm (Consultado en diciembre de 2016).
32. González, E. I. V. (2010). *La alimentación prehispánica y su alimentación tras la conquista en el siglo XVI*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras. Licenciatura en Historia. UNAM. 145 p.
33. Guerra, S. M. G. (2010). *Huitlacoche: Productor de polisacáridos nutraceuticos*. Artículo de alimentos. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. México. [En línea]: <http://www.contactoquimico.com/htm/Articulos/Inneditos/Ineditos2.htm> (Consultado en marzo del 2017).
34. Gunasekaran, M., J. K. Bushnell and D. C. Weber. (1972). Comparative studies on lipid components of *Ustilago bullota* and *Ustilago maydis* spore". *Research Communications in Chemical Pathology and Pharmacology*. 3(3): 621-628.
35. Guzmán, G. (1994). Los hongos en la medicina tradicional de Mesoamérica y México. *Revista Iberoamericana de Micología*. 11(3): 81-85.
36. Herrera, T., y M. Ulloa. (1998). *El Reino de los Hongos. Micología Básica y Aplicada*. 2ª edición. Fondo de Cultura Económica. Instituto de Biología de la UNAM. 552 p.
37. Hirschhorn E. (1986). *Los Ustilaginales de la Flora Argentina. Comisión de Investigaciones Científicas*. Publicación especial. La Plata, Argentina. 530 p.
38. Hirschhorn, E. (1939). *Formas Fisiológicas de Ustilago zeae de Diversas Localidades de Argentina*. SIDALC. 129 p.
39. Iturriaga, J. N. (1998a). *Las cocinas de México I*. Fondo 2000. Biblioteca virtual. http://bibliotecadigital.ilce.edu.mx/sites/fondo2000/vol2/20/htm/sec_6.html (Consultado el 24 de agosto de 2014).
40. Iturriaga, J. N. (1998b). *Las cocinas de México II*. Fondo 2000. Biblioteca virtual. <http://bibliotecadigital.ilce.edu.mx/sites/fondo2000/vol2/20/htm/libro39.htm> (Consultado el 24 de agosto de 2014).
41. Jiménez de León, J. R. (2007). Huitlacoche. *La Specula.com International Weekly Magazine*. <http://www.laspecula.com>
42. Jiménez, M. (2015). SAGARPA. *Tecnifican producción de huitlacoche en Puebla*. [En línea]: http://intoleranciadiario.com/detalle_noticia/133158/especiales/sagarpa-tecnifica-produccion-de-huitlacoche-en-puebla (Consultado en noviembre de 2016).



43. Jiménez, O. M. K. (2013). *Proyecto de producción de inóculo de huitlacoche (Ustilago maydis) con fines comerciales*. Trabajo de Experiencia Recepcional. Facultad de Ciencias Agrícolas. Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz. 54 p.
44. Kahmann, R., T. Romeis, M. Bölker, and J. Kämper. (1995). Control of mating and development in *Ustilago maydis*. *Current Opinions in Genetics and Development*. 5: 559–564.
45. Kämper, J., Regine, K., Bölker, M., Ma, L.-J., Brefort, T., Saville, B. J. et al. (2006). Insights from the genome of the biotrophic fungal plant pathogen *Ustilago maydis*. *Nature* 44: 97-101.
46. Kealey, K. S., and F. V. Kosikowski. (1981). Corn smut as a food source: perspective on biology, composition and nutrition. *CRC Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 15(4): 321-351.
47. Kostandi, S. F. (1992). Smut incidence and yield losses of corn cultivars under different plant population densities. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 168 (3): 201-207.
48. Lanver, D., M. Tollot, G. Schweizer, L. Lo Presti, S. Reissmann, M. Lay-Sun, et al. (2017). *Ustilago maydis* effectors and their impact on virulence. *Nature Reviews Microbiology*. 15 (7): 409-421.
49. Leal, Ch. M. A. (1996). *Evaluación de metodologías para la inducción artificial de huitlacoche*. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de Agronomía. Nuevo León, México. 75 p.
50. León-Ramírez, C. G., J. L. Cabrera-Ponce, A. D. Martínez-Espinoza, L. Herrera-Estrella, L. Méndez y C. G. Reynaga-Peña (2004). Infection of alternative host plant species by *Ustilago maydis*. *New Phytologist*. 164: 337–346.
51. Lizárraga-Guerra, R., and M. G. López. (1996). Content of free amino acids in huitlacoche (*Ustilago maydis*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 44(9): 2556-2559.
52. Lizárraga-Guerra, R., and M. G. López. (1998). Monosaccharide and alditol contents of huitlacoche (*Ustilago maydis*). *Journal of Food Composition and Analysis*. 11: 333-339.
53. Lobato, S. V., F. H. Martínez, H. S. Lucas, C. R. Ruiz, y M. J. Vargas. (2010). Alternativa tecnológica para el uso del hongo huitlacoche (*Ustilago maydis*). In: *XII Congreso Nacional de Ciencia y Tecnología de Alimentos*. Universidad de Guanajuato. División de Ciencias de la Vida. Guanajuato, Gto. pp. 391- 402.
54. López, A. F. G. (1988). *Factores que determinan el desarrollo de Ustilago maydis (D.C) Cda; agente causal del huitlacoche del*



- maíz. Tesis de Maestría. Fitopatología. Colegio de Postgraduados. Montecillos, México. 83 p.
55. Madrigal, R. J. (2008). *Estudio de la reacción de maíz al huitlacoche en agricultura protegida*. Tesis de Doctorado. Departamento de Fitotecnia. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 96 p.
 56. Martínez, M. L. (1999). *Mejoramiento de la virulencia del hongo y la susceptibilidad y resistencia del maíz al huitlacoche (Ustilago maydis Cda.)*. Tesis de Maestría. Departamento de Fitotecnia. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 77 p.
 57. Martínez, M. L., C. Villanueva V., y J. Sahagún C. (2000). Susceptibilidad y resistencia del maíz al hongo comestible huitlacoche (*Ustilago maydis* Cda.) mejorando su virulencia. *Revista Chapingo Serie Horticultura*. 6(2): 241-255.
 58. Martínez, T. E. (2012). *Susceptibilidad de maíces híbridos y criollos al huitlacoche (Ustilago maydis (D.C.) Cda.), y rentabilidad de la producción en Chapingo*. Tesis Profesional. Departamento de Agroecología. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 54 p.
 59. Martínez-Espinoza, A. D., J. Ruiz-Herrera, y E. Gold-Scott, (2000). Las vías de transducción de señales en la patogénesis y la morfogénesis de hongos: los casos de *Ustilago maydis* y *Magnaporthe grisea*. *Revista Mexicana de Fitopatología*. 18(1): 55-60.
 60. McClung-de Tapia, E., D. Martínez-Yrizar, E. Ibarra-Morales, y C. C. Adriano-Morán. (2014). Los orígenes prehispánicos de una tradición alimentaria en la cuenca de México. *Anales de Antropología*. 48(1): 97-121.
 61. Mota, C. C., y S. R. García. (2017). El huitlacoche: una delicadeza y alimento nutritivo de la milpa. *Biodiversidad Mexicana*. [En línea] <http://www.biodiversidad.gob.mx/usos/maices/huitlacoche.html> (Consultado el 20 de marzo de 2017).
 62. Müller, O., P. H. Schreier, and J. F. Uhrig. (2008). Identification and characterization of secreted and pathogenesis-related proteins in *Ustilago maydis*. *Molecular Genetics and Genomics*. 279: 27-39.
 63. Orona, M. A. (1995). *Reacción de variedades de maíz representativas de cinco razas mexicanas al ataque de huitlacoche (Ustilago maydis (D.C.) Cda.)*. Tesis de Licenciatura. Departamento de Fitotecnia. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 50 p.
 64. Paredes-López, O. (2000). *Tecnologías para la producción masiva de huitlacoche*. SEP-CONACYT. Cuaderno de trabajo: Sistema de Investigación Miguel Hidalgo. Área de alimentos. pp. 11-33.



65. Paredes-López, O., y E. Valverde M. (1999). *Los alimentos mágicos de las culturas indígenas de México: el caso de huitlacoche*. Colegio de Sinaloa. Digitalizado el 17 de septiembre de 2007. 50 p.
66. Pataky, J. K. (1991). Production of huitlacoche (*Ustilago maydis* (DS) Corda) on sweet corn. *Horticultural Science*. 26: 1374-1377.
67. Pataky, J. K., and M. A. Chandler. (2003). Production of huitlacoche. *Ustilago maydis*: timing inoculation and controlling pollination. *Mycologia*, 6: 1261-1270.
68. Pataky, J. K., C. Nankam and M. R. Kerns. (1995). Evaluation of silk-inoculation technique to differentiate reactions of sweet corn hybrids to common smut. *Phytopathology*. 85(10): 1323-1328.
69. Patiño, R. P. (2009). *Inoculación de huitlacoche (Ustilago maydis) en híbridos de maíz de Valles Altos y su mercado en Toluca, México*. Tesis Profesional. Departamento de Fitotecnia. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 50 p.
70. Pérez, D. M. C., M. A. Sánchez M., M. S. Pina C., E. Pérez C., I. A. García-Montalvo, et al. (2017). Inducción de infección en Teosinte (*Zea diploperennis*) con el fitopatógeno *Ustilago maydis*. *Journal of Negative & No Positive Results*. 2(1): 17-22.
71. Pérez, M. A., y V. E. Robledo. (1999). *Evaluación de la reacción de 300 familias de maíz (Zea mays L.) al huitlacoche [Ustilago maydis (D.C.) Corda]*. Tesis Profesional. Departamento de Parasitología Agrícola. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo. México. 63 p.
72. Pimentel-González, D. J., M. E. Rodríguez-Huezo, R. G. Campos-Montiel, A. Trapala-Islas, y A. D. Hernández-Fuentes. (2011). Influencia de la variedad de maíz en las características fisicoquímicas del huitlacoche (*Ustilago maydis*). *Revista Mexicana de Ingeniería Química*. 10 (2): 171-178.
73. Pope, D. D., and S. M. McCarter. (1992). Evaluation of inoculation methods for inducing common smut on corn ears. *Phytopathology*. 82: 950-955.
74. Prado, D. 2018. *El huitlacoche solo se produce y consume en México, es el reflejo de nuestra identidad cultural*. [En línea]: <https://mxcity.mx/2018/05/huitlacoche-mexico/> (Consultado en enero de 2019).
75. Quiñones, M. M., y F. Garza O. (2003). Taxonomía, ecología y distribución de hongos macromicetos de bosque modelo, Chihuahua. *Ciencia en la Frontera: revista de ciencia y tecnología de la UACJ*. 2(1): 63-69.
76. Ruiz, H. J. (2008). *Ustilago maydis*: ascenso de un hongo mexicano de la gastronomía local al mundo científico. *Nova Scientia*. 1(1): 118-135.



77. Ruiz-Herrera, J., C. León-Ramírez, J. L. Cabrera-Ponce, A. D. Martínez-Espinoza, and L. Herrera-Estrella, (1999). Completion of the sexual cycle and demonstration of genetic recombination in *Ustilago maydis* in vitro. *Molecular and General Genetics*. 262: 468-472.
78. Sahagún, B. de (1999). *Historia General de las Cosas de la Nueva España*. Colección (Sepan Cuantos # 300). Editorial Porrúa. México, D. F. 798 p.
79. Saville, B. J. M. E. Donaldson and C. E. Doyle. (2012). *Investigating Host Induced Meiosis in a Fungal Plant Pathogen*. Trent University. 411-460.
80. Seema, P. (2016). Nutrition, safety, market status quo appraisal of emerging functional food corn smut (huitlacoche). *Trends in Food Science and Technology* 57: 93-102.
81. Serafin, M. A. H., K. Kubachka, K. Wrobel, C. F. Gutierrez, S. K. V. Yathavakilla, J. A. Caruso, et al. (2005). Metallomics approach to trace element analysis in *Ustilago maydis* using cellular fractionation, atomic absorption spectrometry, and size exclusion chromatography with ICP-MS detection. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 53(13): 5138-5143.
82. Simeon, R. (1977). *Diccionario de la lengua náhuatl o mexicana*. Siglo XXI Editores; 2ª Edición. México, D. F. 784 p.
83. Snetselaar, K. M., and C. W. Mims. (1992). Sporidial fusion and infection of maize seedlings by the smut fungus *Ustilago maydis*. *Mycologia*. 84(2): 193–203.
84. Snetselaar, K. M., and C. W. Mims. (1993). Infection of maize stigmas by *Ustilago maydis*: Light and electron microscopy. *Phytopathology*. 83(8): 843-850.
85. Snetselaar, K. M., and C. W. Mims. (1994). Light and electron microscopy of *Ustilago maydis* hyphae in maize. *Mycology*. 98(3): 347-355.
86. Snetselaar, K. M., M. Bölker, and R. Kahmann. (1996). *Ustilago maydis* mating hyphae orient their growth toward pheromone sources. *Fungal Genetics and Biology*. 20(4): 299–312.
87. Snetselaar, K. M., M. Carfioli, and K. A. Cordisco. (2001). Pollination can protect maize ovaries from infection by *Ustilago maydis*, the corn smut fungus. *Canadian Journal of Botany*. 79: 1390–1399.
88. Sosa, M. M. E. (1997). *Producción de agallas en plántulas de maíz por cepas mutantes de Ustilago maydis (huitlacoche) que muestran defectos en la producción de ácido indol-3-acético*. Tesis de Licenciatura. Instituto de Ciencias Agrícolas. Universidad de Guanajuato. Irapuato, Gto. 67 p.



89. Thakur, R. P., K. J. Leonard, and J. K. Pataky. (1989). Smut gall development in adult corn plants inoculated with *Ustilago maydis*". *Plant Disease*. 925 p.
90. Trezzi, C. R. (2000). *Sobrevivência de Stenocarpella maydis e Stenocarpella macrospora*. Tesis de Maestría. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, Brasil. 144 p.
91. Ulloa, M., y R. T. Hanlin. (1978). *Atlas de Micología Básica*. Editorial Concepto. México, D.F. 115 p.
92. Ulloa, S. M. (2015). *Ciclo de vida de Ustilago maydis*. Figura 378. [En línea]: <http://unibio.unam.mx/irekani/handle/123456789/32049?projecto=Irekani> (Consultado en enero de 2017).
93. Valadez, A. R. (2012). *El huitlacoche un recurso alimentario mexicano no tan milenario*. Instituto de Investigaciones Antropológicas. 5(1): 9.
94. Valadez, A. R., A. Moreno F., y G. Gómez A. (2011). *Cujtlacoche: El huitlacoche*. Primera Edición. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Investigaciones Antropológicas. México, D.F. 135 p.
95. Valadez, A. R., M. R. Téllez E., y A. Moreno F. (2014). El hongo del maíz (*Ustilago maydis*), componente de la milpa y objeto de estudio etnobiológico en México. *Bioma*. 17(2): 6-14.
96. Valdez, M. M., M. E. Valverde G., P. P. Vanegas E., y O. Paredes L. (2009). *Procedimiento Tecnológico para la Producción Masiva de Huitlacoche*. CINVESTAV-Irapuato. Sinncó. pp. 1-16.
97. Valdez, M. M., M. E. Valverde G., y O. Paredes L. (2010). Potencial nutracéutico de huitlacoche: efecto del genotipo de maíz y de la etapa de desarrollo sobre el contenido de fenoles y lípidos. In: *VII Encuentro Nacional de Biotecnología del Instituto Politécnico Nacional y Reunión de Profesores de la Red de Biotecnología*. 11 al 13 de octubre del 2010. Mazatlán, Sinaloa.
98. Valverde, G. M. E. (1992). *Estudios sobre la infección de Ustilago maydis (huitlacoche) y sus características alimentarias*. Tesis de Maestría. Irapuato: CINVESTAV (Centro de Investigación y de Estudios Avanzados), Instituto Politécnico Nacional. 109 p.
99. Valverde, G. M. E., P. M. Fallah, M. S. Zavala-Gallardo, J. K. Pataky, O. Paredes-López, and W. L. Pedersen. (1993). Yield and quality of huitlacoche on sweet corn inoculated with *Ustilago maydis*. *Horticultural Science*. 28(8): 782–785.



100. Valverde, G. M. E., O. Paredes-López, J. K. Pataky, and F. Guevara-Lara. (1995). Huitlacoche (*Ustilago maydis*) as a food source. Biology, composition, and production.” *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 35(3): 191-229.
101. Vanegas, P. E. (1995). *Procedimientos tecnológicos para la producción de huitlacoche (Ustilago maydis) efecto de la cepa y materiales genéticos de maíz sobre la calidad*. Tesis de Maestría. CINVESTAV (Centro de Investigación y de Estudios Avanzados). Instituto Politécnico Nacional. Guanajuato, Irapuato. 78 p.
102. Vanegas, P. E., E. Valverde M., O. Paredes L., and J. K. Pataky (1995). Production of the edible fungus huitlacoche (*Ustilago maydis*): effect maize genotype on chemical composition. *Journal of Fermentation and Bioengineering*. 80(1): 104-106.
103. Velázquez, D. S. (2008). *Reacción de híbridos de maíz a cepas genotipo específicas de huitlacoche [Ustilago maydis (D.C.) Cda.] y caracterización fenotípica de los aislamientos inoculados*. Tesis de Maestría. Departamento de Fitotecnia. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 101 p.
104. Villanueva, V. C. (1995). *Estudios de la reacción del maíz al huitlacoche (Ustilago maydis)*. Tesis de Doctorado en Ciencias. Programa de Genética. Colegio de Posgraduados. Montecillos, México. 133 p.
105. Villanueva, V. C., D. Cruz, D. Molina J., F. Castillo, and E. Zavaleta. (1999). Artificial induction of “Huitlacoche” (*Ustilago maydis*): influence of different conditions in the field. *Micología Neotropical Aplicada*. 12: 41-57.
106. Villanueva, V. C., E. Sánchez R., y E. Villanueva S. (2007). *El Huitlacoche y su Cultivo*. Editorial Mundi Prensa. México, S.A. de C.V. 96 p.
107. Ville, C. A. (1991). *Biología*. 7a. ed. McGraw-Hill. México, D.F. 151-159; 754-755 pp.
108. Wong, K. P., and C. K. Cheung P. (2005). Dietary fibers from mushroom sclerotia: 1. Preparation and physicochemical and functional properties. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 53(24): 9395–9400.



AGRADECIMIENTOS

Queremos dejar patente nuestra gratitud a las instituciones educativas, académicos, productores, alumnos de servicio social, estancias preprofesionales y tesistas tanto de la Universidad Autónoma Chapingo (UACH) como de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (UAAAN), que participaron y apoyaron en las etapas previas a la realización de este documento.

Han transcurrido aproximadamente nueve años de experiencias en campo, en los cuales se ha trabajado desde la UACH a través de proyectos de servicio universitario apoyados por la Subdirección de Extensión y Servicio; y de proyectos de investigación tanto convencionales como de desarrollo y transferencia de tecnología del Centro de Investigación en Agricultura Orgánica (CIAO) dependiente de la Dirección General de Investigación y Posgrado (DGIP) de la UACH, institución que desde el inicio ha financiado y otorgado las facilidades para los trabajos de campo y la impresión de este documento.

Mención especial merecen los productores de maíz del Ejido San José del Tapanco, Rioverde, S.L.P.; de la Comunidad Vicente Guerrero, Españita, Tlaxcala; de Chinameca, Villa de Ayala, Morelos; de la comunidad Denjhi, Jilotepec, Estado de México y del ejido de San Mateo Actipan, Calpulalpan, Tlaxcala. Al personal académico de la Universidad Intercultural del Edo. de México, porque su enlace con los productores de esa región nos permitió contar con el apoyo de muchos de ellos. Agradecemos a todos los antes mencionados pues colaboraron de forma desinteresada facilitándonos parte de sus parcelas sembradas con maíz para establecer nuestros experimentos.

Agradecemos la colaboración del Dr. Francisco Castro Pérez, quién con su visión antropológica hizo importantes sugerencias para la redacción del presente documento.

Al arqueólogo Luis Morett Alatorre por su colaboración en la organización de los productores de Chinameca, Villa de Ayala, Morelos, y por sus observaciones al documento.

A la historiadora Yumih Elsa Mijangos Carro por sus puntuales indicaciones al contenido del escrito.

Al M.C. Cesar Estrada Torres, por su apoyo en la implementación del proyecto y los trabajos de campo en la UAAAN, Saltillo, Coahuila.

Se imprimieron 500 ejemplares
en octubre de 2021
en Impresos Studio Litográfico
Calle Eracleo Zepeda, Manzana C, Lote 3, Col. Cd. Cuauhtémoc
Ecatepec de Morelos, Estado de México. C.P. 55067
E-mail: studiogranpatio@hotmail.com

