ITEA (2002), Vol. 98V N.° 1, 33-43

FACTORES QUE INFLUYEN EN LA INICIACIÓN DE LA FRUCTIFICACIÓN DEL CHAMPIÑÓN CULTIVADO. I. FACTORES FÍSICOS Y AMBIENTALES. FACTORES QUÍMICOS Y NUTRITIVOS

A. Pardo Giménez*,[1], J.A. de Juan Valero, J.E. Pardo González****

* Centro de Investigación, Experimentación y Servicios del Champiñón (CIES), C/ Peñicas s/n, Apartado 8, 16220 Quintanar del Rey, Cuenca, España
e-mail: pardo.cies@dipucuenca.es

** Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos, Universidad de Castilla-La Mancha, Campus Universitario s/n, 02071 Albacete, España

RESUMEN

La capa de cobertura, material empleado como recubrimiento superior del compost en cultivo comercial de champiñón, constituye el medio en el que se produce la modificación ecológica que supone el paso de la fase de crecimiento vegetativo del hongo a la fase reproductiva o, lo que es lo mismo, el medio en el que se produce la fructificación. La compleja interacción existente entre las diferentes características físicas, químicas y biológicas de la capa de cobertura dificultan el establecimiento de las condiciones óptimas que ésta debe reunir, por lo que resulta de especial interés el establecimiento de los diferentes factores que participan en el fenómeno de la fructificación. La iniciación y desarrollo de los carpóforos depende, además de la capacidad genética del micelio para fructificar, de factores físicos y ambientales, factores químicos y nutritivos y factores microbiológicos. En esta primera parte del trabajo se lleva a cabo una revisión de los factores físicos y ambientales y los factores químicos y nutritivos involucrados en la fructificación de *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach.

Palabras clave: *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach, Factores de la fructificación, Capa de cobertura.

SUMMARY

FACTORS INFLUENCING ON THE FRUCTIFICATION PROCESS OF THE CULTIVATED MUSHROOM. I. PHYSICAL AND ENVIRONMENTAL FACTORS. CHEMICAL AND NUTRITIONAL FACTORS

The casing layer is the material used as top covering of the compost in commercial mushroom cultivation. Here, the ecologic modification that implies the change from the vegetative to the reproductive growth phase takes place, so that it is the medium where the fructification occurs. The complex existent interaction among the different physical, chemical and biological properties of the casing layer hinders the establishment of

1. Persona a la que debe remitirse la correspondencia.

the optimal conditions that this material should gather. So, the knowledge of the different factors that they participate in the fructification process results of special interest. Among these, next to the own genetic capacity of the mycelium to fructify, physical and environmental factors, chemical and nutritional factors and microbiological factors are included. A revision of physical and environmental factors and chemical and nutritional factors involved in Agaricus bisporus fructification is carried out in this work.

Key words: *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach, Fructification factors, Casing layer.

Introducción

Las principales fases del desarrollo de *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach son las siguientes (COUVY, 1972; HECKMAN *et al.*, 1989; UMAR y VAN GRIENSVEN, 1997):

• Fase de crecimiento vegetativo, en la que las hifas se ramifican formando una importante red miceliana. Tras la germinación de las basidiosporas, el tubo germinativo desarrolla las hifas primarias que pronto forman un micelio vegetativo, creciendo en el sustrato en todas las direcciones.

• A continuación, y si las condiciones son favorables, se produce el comienzo de la diferenciación, agrupándose las hifas delgadas en cordones. Esta diferenciación se produce, en general, y más fácilmente, en la capa de cobertura. Las hifas individuales con escasas ramificaciones, que se presentan al principio de la secuencia del desarrollo, se van concentrando en hebras por sustancias adhesivas mucilaginosas.

• Los cordones producen, lateralmente o en el extremo de sus ramas, nódulos o primordios iniciales, que serán los futuros champiñones. La fase inicial de formación de primordios se distingue por el aspecto hinchado de las hifas que se curvan bruscamente y se ramifican con frecuencia. La capa de cobertura con su contenido microbiano produce el estímulo necesario para el inicio de los primordios, las denominadas "cabezas de alfiler". Entre la iniciación y el tamaño de 5 mm de diámetro se reconoce una etapa no diferenciada de primordios, caracterizada por una masa de hifas, que al llegar a un tamaño entre 8 y 15 mm forman tejidos y órganos como el pie, el sombrero y las laminillas del champiñón (histo-organogénesis).

• Una vez alcanzada la diferenciación, el primordio puede desarrollarse convirtiéndose rápidamente en champiñón, proceso en el que absorbe gran cantidad de agua; etapa de maduración en la que se forman las esporas, que se dispersan finalmente tras la ruptura del velo cuando la mayoría de los carpóforos alcanzan un diámetro de 5 a 6 cm.

• Finalmente, comienza el proceso conocido como senescencia, caracterizado por cambios estructurales y fisiológicos, que alcanza su máxima amplitud en la fase conocida como de agonía, a la que sigue la muerte, proceso inherente e inevitable para todos los organismos vivos.

La fructificación del champiñón en cultivo comercial se produce sobre la denominada capa de cobertura, material empleado como recubrimiento superior del compost, con objeto de inducir el paso de la fase de crecimiento vegetativo del hongo a la fase reproductiva. La utilización de la cobertura para inducir el desarrollo de esporóforos, cuyo mecanismo de acción no está completamente definido, y sobre el que no existe completo acuerdo, ha sido practicada desde

el siglo XVII (CARON, 1987), y la necesidad de su aplicación surge de la ausencia de otro medio para conseguir la producción de champiñones en cantidad suficiente para hacer el cultivo rentable (ATKINS, 1974).

La capa de cobertura juega, pues, un papel primordial en el cultivo del champiñón, ya que su presencia condiciona el inicio de la fructificación. En la práctica comercial, se presenta una compleja interacción entra las diversas características físicas, químicas y biológicas que dificulta la definición de las condiciones óptimas que debe reunir la cobertura (HAYES, 1981), aunque son conocidos algunos de los requisitos que debe cumplir teniendo en cuenta los factores que influyen en la fructificación. En este sentido, la iniciación y desarrollo de los carpóforos depende, además de la capacidad genética del micelio para fructificar, de factores físicos y ambientales, factores químicos y nutritivos, y factores microbiológicos (COUVY, 1972; BAZERQUE y LABORDE, 1975; FORET, 1989). En el presente trabajo se ha llevado a cabo una revisión de los factores físicos y ambientales y los factores químicos y nutritivos involucrados en la fructificación de *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach, mientras que los factores microbiológicos serán tratados en una segunda parte del mismo.

Factores físicos y ambientales involucrados en la fructificación

En cuanto a los factores físicos y ambientales, una humedad relativa del 90-99%, una temperatura del aire entre 14 y 17°C, una temperatura del compost por debajo de 20°C, y concentraciones de dióxido de carbono menores de 800 ppm, son condiciones bajo las cuales fructifican la mayoría de variedades cultivadas de *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach (TSCHIERPE, 1981). En la figura 1 se esquematizan las condiciones medioambientales de las salas de cultivo recomendadas a lo largo de un ciclo de cultivo de champiñón. Estudiamos a continuación estos factores con más detalle y como se relacionan con la estructura del material de cobertura.

La temperatura

COUVY (1972) considera necesario un descenso de la temperatura entre 7 y 9°C, respecto al óptimo durante la incubación (23-25°C), para permitir la iniciación de la fructificación. Aunque la temperatura de 24°C, óptima para una colonización rápida y uniforme del compost y la cobertura por parte del micelio, es adecuada para la obtención de primordios, no permite su desarrollo por encima de 2 mm de diámetro (FLEGG, 1979). Un desarrollo mayor se consigue a una temperatura inferior, en torno a los 16-17°C, durante un periodo de 2-3 días, temperatura que se mantiene normalmente de manera continua durante todo el ciclo de producción (FLEGG, 1989). El desarrollo posterior de los carpóforos está relacionado linealmente con la temperatura en un rango de 15 a 22°C mediante la relación $y = -0{,}22\ x + 8{,}27$, donde y es el tiempo (en días) necesario para que un carpóforo de 10 mm de diámetro alcance la etapa de madurez, y x la temperatura en °C (FLEGG, 1972). Alternando temperaturas entre 16 y 24°C es posible sincronizar las floradas (LOVE, 1989).

La humedad relativa

La fructificación necesita generalmente una humedad relativa del aire elevada. Parece necesario un gradiente de humedad entre la cobertura y el aire (BELS-KONING, 1950).

Durante la germinación e invasión de la cobertura por el micelio se necesitan niveles de humedad altos para reducir la evaporación desde el compost y la cobertura, favoreciendo un buen crecimiento miceliano (FLEGG, 1989). La fructificación y el desarrollo de los primordios necesita menores niveles de humedad para facilitar el transporte de nutrientes desde el micelio en el compost al micelio reproductivo. Las diferentes etapas del cultivo necesitan diferentes niveles de humedad relativa, pudiendo dividir el ciclo de cultivo en tres etapas (HERMANS, 1988): a) hasta la fructificación (> 95%), b) durante la fructificación (90-95%), y c) durante el desarrollo de los champiñones (80-85%).

La aireación

El efecto perjudicial del dióxido de carbono sobre el desarrollo de los esporóforos de champiñón fue demostrado inicialmente por LAMBERT (1933). Más tarde, Tschierpe (1959) estableció la teoría del gradiente de CO_2 , según la cual sólo una reducción del CO_2 jugaba un papel decisivo en la inducción de la fructificación. En algún lugar de la cobertura existía un contenido óptimo de CO_2, punto en el que se formaban los champiñones cuando el micelio estaba presente. Concentraciones de CO_2 por encima del 0,1% implican el retraso de la fructificación y una reducción del número de champiñones, hasta el punto que la producción obtenida con contenidos del 1 al 2% llegó a ser inferior al 1 por mil respecto al control expuesto a aire fresco (TSCHIERPE y SINDEN, 1964). Mientras SAN ANTONIO y THOMAS (1972) situaron la concentración óptima de CO_2, necesaria para el crecimiento de las hifas, entre 1000 y 5000 ppm, LONG y JACOBS (1968) establecieron un rango óptimo que favorece la iniciación de los esporóforos entre 340 y 1.000 ppm. Una completa revisión sobre el CO_2 en cuanto a sus características, su producción por el champiñón, su incidencia según la fase del cultivo, su medida y su gestión durante la producción ha sido llevada a cabo por VÉDIE y RETAILLEAU (1993).

El efecto del dióxido de carbono se relaciona con la necesidad de disponer de materiales ligeros y de estructura abierta. BELSKONING (1950) indicó la necesidad de disponer de materiales de cobertura cuya estructura permitiera una buena aireación. Según FLEGG (1953), cuando se emplean materiales con poco espacio poroso, o que se compactan con los riegos, los rendimientos tienden a ser bajos, aspecto relacionado con el tamaño de agregados de los materiales. EDWARDS y FLEGG (1954) constataron una relación directa entre el rendimiento y los espacios porosos, ensayando diferentes mezclas binarias de diversos materiales. También, TSCHIERPE (1973), NAIR y HAYES (1974) y NAIR *et al.* (1976) han manifestado la importancia del espacio poroso y del aire en la cobertura. Para HAYES (1981), el espacio poroso es, junto a la capacidad de retención de agua, la característica física más importante de la cobertura, al reflejar las propiedades de textura y estructura del material. En trabajos más recientes, RAINEY *et al.* (1987) encontraron una significativa correlación positiva entre la porosidad total y la porosidad de aire con el rendimiento, aunque disminuía el peso medio de los champiñones. Materiales densos con proporciones elevadas de partículas finas, donde el espacio poroso está dominado por microporos, tienden a soportar el desarrollo de un pequeño número de champiñones de alto peso y tamaño, mientras en materiales de estructura demasiado abierta predominan los macroporos produciendo una fructificación excesiva de champiñones de pequeño tamaño (RAINEY y COLE, 1987). KURTZMAN (1995a,

1995c), considerando positiva una buena capacidad de retención de agua, el efecto del carbonato cálcico y la capacidad de intercambio iónico, considera una estructura abierta como la característica más importante a tener en cuenta. Las opiniones anteriores parecen estar en discordancia con las de VISSCHER (1975, 1977, 1988), según las cuales una cobertura compacta proporciona mejores rendimientos, asegurando un alto nivel de CO_2 durante la etapa de crecimiento vegetativo, si son rastrillados justo antes de la transición a la reproducción. Otro efecto positivo de la porosidad se basa en el hecho de que una mejor aireación de la capa de cobertura conduce a un incremento en el número de bacterias beneficiosas (aerobias), lo que se traduce en un aumento del rendimiento (NAJR y HAYES, 1974). Por otro lado, VISSCHER (1975, 1979) argumenta que si la cobertura está demasiado aireada puede disminuir el número de estas bacterias por eliminación de sustancias volátiles que las estimulan.

Otro aspecto relacionado con la estructura del material es su capacidad de retener y liberar agua, y poder soportar riegos frecuentes sin perderla. Entre los primeros estudios sobre la importancia de la capacidad de retención de agua se encuentra el de BELS-KONING (1950), quien encontró que a mayor capacidad de retención de agua de la cobertura, mayor era el rendimiento obtenido. STOLLER (1952b), EDWARDS (1954), REEVE *et al.* (1960a) y FLEGG (1960, 1963), también, hacen referencia a la importancia del agua en la iniciación de los carpóforos y los rendimientos.

Factores químicos y nutritivos involucrados en la fructificación

La diferencia entre la situación nutritiva del compost y de la cobertura ha sido indicada como un factor que afecta a la fructificación (COUVY, 1972; FLEGG y WOOD, 1985). BELS-KONING (1950), empleando diferentes materiales, llegó a la conclusión de que no eran necesarios elementos nutritivos en la capa de cobertura para producir champiñones. Según STOLLER (1975, 1979), el objetivo de la cobertura sería proporcionar un medio con pocos nutrientes de manera que el micelio que crece en ella sea incapaz de formar polifenoloxidasas, que producirían quinonas inhibidoras de la fructificación. Estas quinonas son útiles para el champiñón como mecanismo de defensa, aunque deben ser destruidas para inducir la fructificación. La alcalinidad de la cobertura, sustancias reductoras y, probablemente, la acción reductora de las bacterias podrían servir para destruir estos inhibidores. Aunque el papel preciso de la lacasa en el desarrollo del hongo es desconocido, se pueden hacer algunas consideraciones. La concentración de lacasa aumenta durante el crecimiento del micelio, para disminuir rápidamente al comienzo de la fructificación, siendo su actividad en la cobertura mucho menor que en el compost (VERBEKE y VAN LAERE, 1997). Esta enzima es originada por el micelio de *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach; su concentración aumenta durante el crecimiento de éste y disminuye rápidamente al principio de la fructificación, asociándose tal disminución de actividad, más que a la formación del esporóforo, a su desarrollo a partir de la etapa de 1 cm de tamaño (WOOD y GOODENOUGH, 1977). La citada pérdida de actividad es debida a una inactivación irreversible y a la proteolisis, no pudiendo ser achacada a la producción de inhibidores difundidos desde el micelio (WOOD, 1980). Sí puede ser debida, en cambio, a una reasimilación de compuestos excretados que contienen nitrógeno (el enzima es la principal proteína emitida por el micelio), como consecuencia de la demanda de nitrógeno durante la fructifi-

cación, o de la producción de sustancias inhibidoras por acción de la actividad enzimática sobre los componentes del sustrato compostado (FLEGG y WOOD, 1985). A diferencia del compost, se ha observado una continua formación de actividad lacasa en capas de cobertura, probablemente a causa de la producción de sustancias de tipo 1,4-dihidroxibenceno a partir de quinonas, que podrían ser reducidas por el oxalato, uno de los productos del micelio más abundantes, mediante un mecanismo de autooxidación, descomponiéndose el oxalato en el radical formil, que actuaría como reductor, y CO_2 (VERBEKE y VAN LAERE, 1997). Otros compuestos orgánicos pueden también influir en la formación de primordios, como la biotina (PARK y AGNIHOTRI, 1969), o las fitohormonas, que son sintetizadas y liberadas por *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach durante su crecimiento en la capa de cobertura (HAYES, 1981), y el etileno, que estimula la fructificación de manera notable a razón de 1 cm^3 por m^3 de aire (VISSCHER, 1979, 1982), aunque parece no ser imprescindible (KURTZMAN, 1995b).

La capa de cobertura debe contener un nivel bajo de materia orgánica fácilmente degradable para no alterar la selectividad ecológica, ya que podría dar origen a microorganismos indeseables (VISSCHER, 1988). La adición a la cobertura de peptona, glucosa y otros carbohidratos llevó a la conclusión de que la cobertura debe disponer de poco nitrógeno disponible, aunque no parece ser necesaria la ausencia de fuentes de carbono disponibles (MASAPHY *et al.*, 1989). Mientras que con el tratamiento con peptona apenas se producían primordios en las dos primeras floradas, la incorporación de xilosa, glucosa, celobiosa, maltosa, carboximetilcelulosa y extracto de malta aumentaba la formación de primordios. Además, la cobertura suplementada con glucosa mostró un gran aumento en la población de bacterias del género *Pseudomonas*, en particular de las fluorescentes, cuya influencia sobre la fructificación será analizada más adelante. La adición de harina de semilla de algodón a la cobertura produjo también aumentos significativos de la producción, sin aparición de contaminantes de origen fúngico (NAIR *et al.*, 1993).

En cuanto a la salinidad, FLEGG (1960, 1961b) observó que la respuesta característica de la adición de sales solubles a la capa de cobertura era un retraso en el comienzo de la fructificación y una disminución en el número de esporóforos, y aunque aumentaba el peso medio de los champiñones, el rendimiento se veía normalmente reducido. REEVE *et al.* (1960b) encontraron disminuciones de rendimiento por adición de distintas sales, tanto mayores cuanto mayor era la cantidad de sal añadida, aunque no observaron influencia en el tamaño. El efecto de las sales solubles está asociado con la conductividad eléctrica de la mezcla de cobertura, independientemente de la sal empleada, factor asociado a la presión osmótica de la solución del material (FLEGG, 1960, 1961c). Durante el ciclo de cultivo se observa, además, una acumulación de sales en la capa de cobertura como consecuencia principalmente de procesos físicos, influida por el ritmo de evaporación de agua desde la superficie del compost y de la salinidad de éste (FLEGG, 1961a). La etapa del desarrollo del esporóforo en la que el champiñón es sensible a altas concentraciones de sal se presenta después del desarrollo completo de las hebras de micelio y antes de que éstos alcancen un diámetro entre 1 y 2 cm (FLEGG, 1963). Sin embargo, RAINEY *et al.* (1987) no encontraron correlación significativa entre la conductividad eléctrica y el rendimiento, aunque trabajaban con materiales de baja conductividad, entre 54 y 248 µS

cm^{-1}. Anteriormente, FLEGG (1961c) había demostrado la existencia de un punto en el que la fructificación se inhibía por completo, y que correspondía a valores de conductividad eléctrica en el rango de 9 a 16 μS cm^{-1} (relación tierra/agua 2,5:1), valores similares a los que se presentan en los composts, lo que le llevó a postular que la alta salinidad del compost podría ser una razón por la que los esporóforos no se desarrollan en él sin la presencia de la capa de cobertura. HAYES (1981) llegó a la conclusión de que conductividades por encima de 9,7 μS cm^{-1} darían reducciones significativas de rendimiento, mientras la inhibición completa se alcanzaría a niveles superiores a 54 μS cm^{-1} (relación peso fresco/agua 1:10). AWAD y NAIR (1989) observaron una reducción del rendimiento del 10% por adición de cloruro sódico dando una conductividad eléctrica de 2.8 μS cm^{-1}, y confirmaron trabajos anteriores de FLEGG (1961b), NAIR (1976) y BEELMAN *et al.* (1987), según los cuales al aumentar la concentración de sales solubles en la cobertura se reducía el rendimiento, al disminuir el potencial osmótico externo. KALBERER (1990) consideró posible regular el contenido en materia seca del champiñón ajustando la concentración de sal en la capa de cobertura. En efecto, añadiendo cloruro sódico disminuía el potencial de agua de la cobertura, se reducía el rendimiento y aumentaba el contenido en materia seca de los esporóforos, aunque el peso seco total era el mismo con bajo y alto potencial de agua (con alta salinidad y sin sal añadida, respectivamente). Encontró también una correlación positiva entre la concentración de sustancias osmóticamente activas en el jugo prensado de champiñón y el contenido en materia seca.

El carbonato cálcico es generalmente considerado un constituyente necesario en la capa de cobertura. TRESCHOW (1944; citado por FLEGG, 1956) había demostrado en cultivo puro que el calcio era un nutriente indispensable para el crecimiento del micelio. CHAPUIS y COURTIEU (1950) encontraron como favorable un contenido de caliza activa en la cobertura entre 20 y 50 g kg^{-1}, aunque un exceso no parece ser perjudicial (FLEGG, 1989). STOLLER (1952a) encontró necesario mezclar la turba con carbonato cálcico para elevar el pH ácido de la misma, y obtener de esta manera rendimientos normales. Puede ser importante por su efecto tamponador de pH y limitador de la acumulación de iones (HAYES, 1981), por su aporte de calcio, teniendo en cuenta que la fructificación requiere más calcio que el crecimiento vegetativo (VERBEKE y OVERSTYNS, 1991), y, finalmente, el carbonato cálcico puede moderar el intercambio de CO_2 (KURTZMAN, 1991).

Los estudios de HAYES (1972) establecieron que algunos cationes eran inhibidores en el proceso de formación de primordios, mientras otros eran necesarios para que se produjera. Mientras el papel del calcio en relación con el crecimiento del micelio y la fructificación no está del todo claro, existen más datos sobre el efecto del magnesio. En 1949, Sinden ya había prevenido a los cultivadores de que un alto contenido en magnesio en la cobertura podría retrasar la producción y bajar el rendimiento de manera considerable (ATKINS, 1974; FLEGG y WOOD, 1985). Experimentos posteriores de LAMBERT y AYERS (1955) no pudieron, sin embargo, encontrar evidencia de la posible toxicidad del magnesio en la capa de cobertura. KURTZMAN (1991) apunta hacia el pH, la conductividad y el intercambio y balance de CO_2 como factores más importantes sobre la fructificación y el rendimiento que la toxicidad directa del magnesio. En todo caso, los niveles de magnesio no deben ser demasiado altos (MACCANNA, 1986). El

potasio, en cambio, aunque no es un factor limitante, puede contribuir a obtener buenos rendimientos (STOLLER, 1952b).

NAIR y HAYES (1974) y NAIR *et al.* (1976) subrayaron el papel del ion bicarbonato (HCO_3^-). La presencia de estos iones a bajos niveles parece estimular tanto la población de *Pseudomonas*, y, en general, bacterias capaces de reducir hierro, como la formación de esporóforos. HAYES (1972) demostró previamente una correlación positiva entre la concentración de ion ferroso y el número de primordios formados *in vitro*.

En cuanto al pH, el valor óptimo para el crecimiento del micelio en agar fue establecido en 1944 por Treschow (citado por VISSCHER, 1988) en 7,0, mientras WOOD (1976) obtuvo el mayor número de champiñones formados a pH 7,5 en cultivos en placa con agar extracto de malta en estudios realizados en laboratorio. La importancia de considerar el pH como un factor a tener en cuenta fue apuntado en 1953 por De Kleermaeker. El pH óptimo para la fructificación de *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach se sitúa ligeramente por encima de 7 (COUVY, 1972), aunque valores de pH comprendidos entre 5,5 y 9 pueden resultar válidos. No obstante, el riesgo de aparición de *Trichoderma* aumenta al situarnos en valores por inferiores a 7 (VISSCHER, 1988). En el cuadro 1, se presentan los rangos de pH aceptables según diversos autores. Un intervalo óptimo de pH, considerando los datos de dicha tabla, se situaría entre 7,0 y 8,0.

Con respecto a la capacidad de intercambio catiónico (CIC), mientras las sales solubles tienen un efecto negativo sobre el rendimiento, RAINEY *et al.* (1987) encontraron una significativa correlación positiva entre la CIC y el rendimiento, y negativa con el peso medio de los champiñones, lo que sugiere que los iones nutritivos disponibles en la cobertura afectan al crecimiento y desarrollo de *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach. Estos autores establecieron una teoría según la cual la importancia de la cobertura se debe a que proporciona una zona donde pueden tener lugar intercambios iónicos. Previamente, STOLLER (1952b) estableció que se podía determinar la idoneidad de un material como cobertura para cultivo de champiñón por su capacidad de intercambio catiónico. Experimentos de KURTZMAN (1995a) indicaron que el intercambio iónico era de poca importancia, aunque no pudo concluir que no tuviera efecto sobre la producción, debido a las diferentes texturas de los materiales empleados. Posteriormente, observó que la adición de intercambiadores iónicos (aniónicos y catiónicos) a la cobertura aumentaba los rendimientos, con la característica común de aumentar los iones carbonato y/o bicarbonato solubilizados (KURTZMAN, 1996). Este mismo autor, había sugerido con anterioridad que era deseable una alta concentración de iones carbonato y/o bicarbonato, a lo que colabora también la presencia de carbonato cálcico en la cobertura (KURTZMAN, 1991).

A pesar de la complejidad en cuanto a productos y reacciones involucradas, VERBEKE y OVERSTYNS (1991) sugirieron que la teoría redox (STOLLER, 1952a), según la cual la cobertura debe ser un medio adecuado para que se produzcan rápidas reacciones de oxidación-reducción, podría explicar la sensibilidad de la formación de primordios a diferentes factores. El papel del oxalato como reductor del hierro podría ser la base de cierta *inhibición*.

Bibliografía

ALLISON W.H., KNEEBONE L.R., 1962. Influence of compost pH and casing soil pH on mushroom production. Mushroom Sci., 5, 81-89.

ATKINS F.C., 1974. Casing materials and casing. In: Guide to Mushroom Growing, 58-62. Ed. Faber and Faber. London, UK.

AWAD A.S., NAIR N.G., 1989. Salt tolerance of *Agaricus bisporus* in relation to water stress and toxicity of sodium ions. Ann. appl. Biol., 115, 215-220.

BAZERQUE A., LABORDE J., 1975. Contribution a l'étude des terres de couverture utilisées en France pour la culture du champignon de couche. *Bull. FNSACC*, 4, 941-956.

BEELMAN R.B., QUINN J.J., OKEREKE A., SCHISLER L.C., MUTHERSBAUGH H.R., EVENSEN K., 1987. Effect of type of peat casing layer and the addition of calcium chloride to watering treatments on quality and shelf-life of fresh mushrooms. In: Developments in Crop Science 10: Cultivating Edible Fungi, P.J. WUEST, D.J. ROYSE, R.B. BEELMAN (eds), 271-282. Elsevier Science Publishing Company Inc. New York, NY, USA.

BELS-KONING H.C., 1950. Experiments with casing soils, water supply and climate. *Mushroom Sci.*, 1, 78-84.

CARON M., 1987. Peat moss as casing in the mushroom industry. Mushroom News, 35(12), 5-7.

CHAPUIS G., COURTIEU P., 1950. Le gobetage dans les cultures de champignons de couche. Mushroom Sci., 1, 85-86.

COUVY J., 1972. Les facteurs de la fructification de l'*Agaricus bisporus* (champignon de couche). Bull. FNSACC, 14, 585-604.

COUVY J., 1973. Les facteurs de la fructification de l'*Agaricus bisporus* (suite). Bull. FNSACC, 15, 653-658.

DE KLEERMAEKER E., 1953. Some experiments with various casing soils. Mushroom Sci., 2, 139-143.

EDWARDS R.L., 1954. Some cultural practices and their effects. Mushroom Sci., 2, 96-102.

EDWARDS R.L., FLEGG P.B., 1954. Experiments with artificial mixtures for casing mushroom beds. Mushroom Sci., 2, 143-149.

FERRI F., 1985. I Fungi - Micologia, isolamento, coltivazione. 398 pp. Ed. Edagricole. Bologna, Italia.

FLEGG P.B., 1953. Pore space and related properties of casing materials. Musbroom Sci., 2, 149-161.

FLEGG P.B., 1956. The casing layer in the cultivation of the mushroom (*Psalliota hortensis*). J. Soil Sci., 7, 168-176.

FLEGG P.B., 1960. The functions of the compost and casing layer in relation to fruiting and growth of the cultivated mushroom *[Psalliota (Agaricus) hortensis]*. Mushroom Sci., 4, 205-210.

FLEGG P.B., 1961a. The natural accumulation of soluble salts in the casing layer of mushroom beds. J. Hort. Sci., 36, 139-144.

FLEGG P.B., 1961b. The effects of adding soluble salts to the casing layer on the yield and size of cultivated mushrooms. J. Hort. Sci., 36, 145-148.

FLEGG P.B., 1961c. Electrical conductivity of the casing layer in relation to fruiting of the cultivated mushroom. Rep. Glasshouse Crops Res. Inst., 1960, 117-124.

FLEGG P.B., 1963. The development of mycelial strands in relation to fruiting of the cultivated mushroom (*Agaricus bisporus*). Mushroom Sci., 5, 300-313.

FLEGG P.B., 1972. Response of the cultivated mushroom to temperature with particular reference to the control of cropping. Mushroom Sci., 8, 75-84.

FLEGG P.B., 1979. Effect of temperature on the development of sporophores of *Agaricus bisporus* beyond a cap diameter of 2 mm. Mushroom Sci., 10(1), 603-609.

FLEGG P.B., 1989. Crop production. Mushroom J., 197, 157-163.

FLEGG P.B., WOOD D.A., 1985. Growth and fruiting. In: The Biology and Technology of the Cultivated Mushroom, P.B. Flegg, D.M. Spencer, D.A. Wood (eds), 141-177. John Wiley & Sons Ltd. Chichester, UK.

FORET V., 1989. Aspects physiologiques et métaboliques de la fructification d'*Agaricus bisporus*. Cahier Technique du Champignon n.° 9. 83 pp. Ed. Centre Technique du Champignon. St. Paterne, France.

HAYES W.A., 1972. Nutritional factors in relation to mushroom production. Mushroom Sci., 8, 663-674.

HAYES W.A., 1981. Interrelated studies of physical, chemical and biological factors in casing soils and relationships with productivity in commercial culture of *A. bisporus*. Mushroom Sci., 11(2), 103-129.

HECKMAN C.A., PELOK S.D., KIMPEL S.A., WU L.C., 1989. Scanning electron microscope studies on

fruitbody primordium formation in *Agaricus bisporus*. Mycologia, 81(5), 717-727.

HERMANS C., 1988. Climate and cultivation technique. In: The Cultivation of Mushrooms, L.J.L.D. van Griensven (ed), 213-248. Interlingua T.T.I. Ltd. East Grinstead, Sussex, UK.

KALBERER P.P., 1990. Influence of the water potential of the casing soil on crop yield and on dry-matter content, osmotic potential and mannitol content of the fruit bodies of *Agaricus bisporus*. J. Hort. Sci., 65(5), 573-581.

KURTZMAN Jr, R.H., 1991. Dolomite upsets the carbon dioxide balance. Mushroom Sci., 13(2), 747-751.

KURTZMAN Jr, R.H., 1995a. *Agaricus bisporus* (Lge.) Imb. casing layer, II: Porosity, the most important character. Int. J. Mush. Sci., 1(1), 11-17.

KURTZMAN Jr, R.H., 1995b. Cobalt chloride and ethylene affect fruiting of *Agaricus bisporus*. Mycologia, 87(3), 366-369.

KURTZMAN Jr, R.H., 1995c. *Agaricus bisporus* (Lge.) Imb. casing layer III. Casing from inert material. Mushroom Sci., 14(1), 333-337.

KURTZMAN Jr, R.H., 1996. *Agaricus bisporus* (Lge.) Imb. casing layer IV: ion exchange and soluble bicarbonate ion. Int. J. Mush. Sci., 1(2), 27-32.

LAMBERT E.B., 1933. Effect of excess carbon dioxide on growing mushrooms. J. Agric. Res., 47(8), 599-608.

LAMBERT E.B., HUMFELD, H., 1939. Mushroom casing soil in relation to yield. Circular 509. US Department of Agriculture, Washington DC, USA.

LAMBERT E.B., AYERS T.T., 1955. Magnesium in mushroom casing soil. Plant Dis. Rep., 39(11), 837-838.

LONG P.E., JACOBS L., 1968. Some observations on CO_2 and sporophore initiation in the cultivated mushroom. Mushroom Sci., 7, 373-384.

LOVE M.E., 1989. Temperature manipulation and mushroom production. Mushroom J., 193, 11,13,15.

MACCANNA C., 1986. Casing. In: Commercial Mushroom Production, 131-138. Ed. An Foras Taluntais. Dublin, Ireland.

MASAPHY S., LEVANON D., DANAI O., HENIS Y., 1989. Nutritional supplementation to the casing soil: Ecological aspects and mushroom production. Mushroom Sci., 12(1), 417-426.

NAIR N.G., 1976. Studies on recycling spent compost for mushroom cultivation. Aust. J. Agric. Res., 27, 857-865.

NAIR N.G., HAYES W.A., 1974. Suggested role of carbon dioxide and oxigen in casing soil. In: The Casing Layer, W.A. Hayes (ed), 27-36. Mushroom Growers' Association, W.S. Maney & Son Ltd. Leeds, UK.

NAIR N.G., SHORT C.C., HAYES W.A., 1976 Studies on the gaseous environment of the casing layer. Mushroom Sci., 9(1), 245-257.

NAIR N.G., CHO K.Y., MITCHELL F., 1993. An alternative method of nutrient supplementation in the cultivation of the common mushroom *Agaricus bisporus*. Aust. J. Exp. Agric., 33, 115-117.

PARK J.Y., AGNIHOTRI V.P., 1969. Sporophore production of *Agaricus bisporus* in aseptic environments. Antonie van Leeuwenhoek, 35, 523-528.

RAINEY P.B., COLE A.L.J., 1987. Space-for-air, the key to a productive casing. Mushroom J., 178, 310-311.

RAINEY P.B., COLE A.L.J., SANDERSON F.R., 1987. Air filled pores - An important component of the mushroom casing layer. In: Developments in Crop Science 10: Cultivating Edible Fungi, P.J. Wuest, D.J. Royse, R.B. Beelman (eds), 510-514. Elsevier Science Publishing Company Inc. New York, NY, USA.

REEVE E., BACKES R.W., SCHRAMER J.M., 1960a. Casing soil moisture studies. Mushroom Sci., 4, 198-204.

REEVE E., BACKES R.W., MURPHY W.S., SCHRAMER J.M., VOLLBRECHT H.A., 1960b. Mushroom casing soil - Cropping experiments. Mushroom Sci., 4, 251-259.

SAN ANTONIO J.P., THOMAS R.L., 1972. Carbon dioxide stimulation of hyphal growth of the cultivated mushroom, *Agaricus bisporus* (Lange) Sing. Mushroom Sci., 8, 623-629.

STOLLER B.B., 1952a. Studies on the function of the casing for mushroom beds. Part I. The relation of the abnormal growth of the cultivated mushroom to fructification and casing soil. MGA Bulletin, 34. 289-297.

STOLLER B.B., 1952b. Studies on the function of the casing for mushroom beds. Part II. Some chemical and physical characteristics of the casing soil and their effect on fructification. MGA Bulletin, 35, 321-326.

STOLLER B.B., 1975. Induction of fruiting in casing layer. Quinones or CO_2? Mushroom News, 23(10), 22.

STOLLER B.B., 1979. Synthetic casing for mushroom beds. Mushroom Sci., 10(2), 187-216.

TSCHIERPE H.J., 1959. Studies on the influence of carbon dioxide on the cultivated mushroom. 70 pp. Ed. Mushroom Growers' Association, W.S. Maney & Son Ltd., Leeds, UK.

TSCHIERPE H.J., 1973. Environmental factors and mushroom growing. Mushroom J., 1, 30-45, 2, 77-94.

TSCHIERPE H.J., 1981. Cultural practice from casing to cropping. Mushroom Sci., 11(1), 463-494.

TSCHIERPE H.J., SINDEN J.W., 1964. Weitere untersuchungen über die bedeutung von kohlendioxid für die fruktifikation des kulturchampignons. Archiv für Mikrobiologie, 49, 405-425.

UMAR M.H., VAN GRIENSVEN L.J.L.D., 1997. Morfologisch onderzoek: levensfasen van een champignon. De Champignoncultuur, 41(2), 47-53.

VEDIE R., RETAILLEAU F., 1993. Le CO_2 et la culture du champignon de Paris. Bull. FNSACC, 59, 99-107.

VERBEKE M.N., OVERSTYNS A., 1991. Interrelationships between activated charcoal, carbon dioxide, oxalate and iron chemistry for fructification of *Agaricus bisporus*. Mushroom Sci., 13(2), 737-746.

VERBEKE M.N., VAN LAERE A., 1997. The role of laccase dependent reactions for the development of *Agaricus bisporus*. Int. J. Mush. Sci., 2(1), 3-13.

VISSCHER H.R., 1971. De pH van dekgronden. De champignoncultuur, 15, 91-95.

VISSCHER H.R., 1975. The structure of the casing medium and its influence on yield. Mushroom J., 28, 120-126.

VISSCHER H.R., 1977. Structure of mushroom casing soils and its influence on yield and microflora. Mushroom News, 25(2), 7-16, 25(3), 5-22.

VISSCHER H.R., 1979. Fructification of *Agaricus bisporus* (Lge.) Imb. in relation to the relevant microflora in the casing soil. Mushroom Sci., 10(1), 641-664.

VISSCHER H.R., 1982. Substitutes for peat in mushroom casing soil. Mushroom J., 118, 353-358.

VISSCHER . H.R., 1988. Casing soil. In: The Cultivation of Mushrooms, L.J.L.D. van Griensven (ed), 73-89. Interlingua T.T.I. Ltd. East Grinstead, Sussex, UK.

WOOD D.A., 1976. Primordium formation in axenic cultures of *Agaricus bisporus* (Lange) Sing. J. Gen. Microbiol., 95, 313-323.

WOOD D.A., 1980. Inactivation of extracellular laccase during fruiting of *Agaricus bisporus*. J. Gen. Microbiol., 117, 339-345.

WOOD D.A., GOODENOUGH P.W., 1977. Fruiting of *Agaricus bisporus*. Changes in extracellular enzyme activities during growth and fruiting. Arch. Microbiol., 114, 161-165.

(Aceptado apara publicación el 27 de noviembre de 2001)