

00345

2
24.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**LAS ECTOMICORRIZAS COMO ELEMENTOS PARA
EVALUAR Y RESTAURAR BOSQUES DE ENCINO:
UN CASO DE ESTUDIO EN LA RESERVA ECOLOGICA
DEL AJUSCO**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRIA EN CIENCIAS
(BIOLOGIA VEGETAL)**

P R E S E N T A :

LUZ ELENA GARZA CALIGARIS

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

DIRECTOR DE TESIS: DR. EMMANUEL RINCON SAUCEDO

1997



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

Quiero hacer patente mi agradecimiento a todas las personas que de una u otra manera colaboraron para la realización de esta tesis:

a Rosalba Amaya, José Luis Castillo, Víctor Peña y Don Alfonso por su valiosa, ardua y desinteresada ayuda en el campo

a Irma Acosta, Nériida Pérez, Rosalba Amaya, Teresa Flores, Suraya Borrego, Lea Corkidi, Emerit Meléndez y Pilar Huante, compañeros que hicieron agradable mi estancia en el laboratorio, y me animaron e impulsaron con sus comentarios e ideas

a mi esposo e hija que me apoyaron material y espiritualmente

al Dr. Arturo Estrada por su ayuda y paciencia para la identificación del material fúngico colectado

a mis tutores académicos Dr. Emmanuel Rincón y M en C. Lucía Varela, a quienes agradezco su interés en mi formación profesional, sus comentarios, críticas y aportaciones teóricas a este trabajo, así como su apoyo logístico de infraestructura y materiales

y a los miembros del jurado de esta tesis Dr. Arturo Estrada, Dr. Javier Álvarez, Dra. Lea Corkidi, M en C. Ma. Esther Sánchez y M en C. Consuelo Bonfil quienes con sus comentarios ayudaron a mejorar substancialmente el contenido de esta tesis

CONTENIDO

I.	Introducción	1
II.	Antecedentes	
	A. Las micorrizas en los bosques templados	4
	B. Utilización de las micorrizas en programas de reforestación	7
	C. Micorrizas en encinos	10
	D. Procesos de deterioro de los bosques de clima templado	12
	1. Contaminación y deterioro de los bosques	14
	2. Algunas observaciones de deterioro en bosques del Valle de México	19
	3. Las micorrizas como indicadores de la contaminación atmosférica	21
III.	Objetivos	27
IV.	Metodología	
	A. Características de la Reserva Ecológica del Ajusco	29
	B. Estado de la micobiota ectotrófica en la reserva	
	1. Recolección de cuerpos fructíferos de especies de hongos ectomicorrizógenos	37
	2. Porcentajes de colonización de las raíces de bosque	37
	3. Potencial de inóculo de los suelos de la reserva	38
	C. Efectos de la micorrización en el crecimiento de <i>Quercus rugosa</i>	39
V.	Resultados	
	A. Estado de la micobiota ectotrófica en el sitio de estudio	45
	B. Efecto de la micorrización sobre el crecimiento de <i>Quercus rugosa</i>	49
VI.	Discusión	62
VIII	Conclusiones	79
	Bibliografía	82

INTRODUCCIÓN

El impacto de las sociedades humanas sobre la naturaleza ha puesto en peligro la sobrevivencia de las especies de múltiples ecosistemas. Un claro ejemplo de esta afectación son los bosques que rodean a las grandes ciudades industriales, en todo el mundo

Estos ecosistemas naturales son muy importantes para el desarrollo de las urbes. En el caso de la ciudad de México, sus bosques son resguardo de la vida animal y vegetal, recargan los mantos acuíferos y son espacios de recreación para los capitalinos. Además amortizan la contaminación atmosférica generada en la ciudad, pues en ellos cierta cantidad de contaminantes se transforma, a través de procesos microbianos y edáficos, para volver a los ciclos naturales (Smith, 1990). Sin embargo, estos bosques están sujetos a múltiples impactos. Además de sufrir los efectos de la elevada contaminación atmosférica, corren el riesgo de ser eliminados en el proceso de crecimiento de la ciudad.

Las especies arbóreas de los bosques de clima templado, incluyendo encinos, pinos, abetos, ailes, abedules y otros, han sido descritos como micorrizicos obligados, es decir, requieren de la interacción con hongos especializados para la obtención de sus nutrimentos (Harley y Smith, 1993). Así mismo los hongos asociados a las raíces vegetales dependen de su hospedero para obtener carbohidratos, formándose así, una compleja y dinámica interacción simbiótica.

La asociación entre estos organismos puede modificarse o desaparecer debido a factores ambientales que afectan a uno u otro componente. Se ha observado que los bosques que presentan síntomas de deterioro, también presentan reducciones en las poblaciones fúngicas micorrizógenas (Arnolds, 1991; Jansen, 1991; Termorshuizen y Schaffers, 1987). Sin embargo, no se sabe con certeza si estos cambios son una causa o una consecuencia de los procesos de deterioro de los bosques (Shafer y Shoeneberger, 1994). En cualquier caso, el hongo constituye un indicador muy sensible de la salud del bosque (Fellner, 1989). Incluso en muchas ocasiones, este componente se modifica antes de que se presenten otros síntomas de deterioro (Shafer y Shoeneberger, 1994; Danielson y Visser, 1989; Stroo y Alexander, 1985).

Además, el hongo simbiote puede mediar algunas respuestas a diferentes tipos de perturbación. Por ejemplo, puede conferirle a la planta resistencia a metales pesados (Wilkins, 1991), a plagas (Dushesne, 1994), o modificar la tolerancia a sequía o pH's extremos (Plassard *et al.*, 1991). Por ello, las micorrizas pueden ser un elemento muy importante tanto en la evaluación de la salud de los bosques como en la restauración de los ecosistemas.

Así mismo, la manipulación de la simbiosis micorrizica puede ser un auxiliar en los programas de reforestación. Muchos autores han documentado el efecto benéfico de esta asociación en el crecimiento y desarrollo de las plantas, sobre todo durante su manejo en viveros (Marx *et al.*, 1991; Cordell *et al.*, 1990; Mikola, 1973; Daughtridge *et al.*, 1986; Le Tacon *et al.*, 1992). En algunos casos también se ha documentado su eficacia en el crecimiento de las plántulas en el campo, sobre todo en sitios con condiciones extremas de

toxicidad, pH, temperatura o en donde la deforestación ha eliminado los propágulos ectotróficos (Marx, 1991; Berry *et al.*, 1987; Lobuglio y Wilcox, 1988, Amaranthus y Perry, 1987).

Con este trabajo pretendemos aportar elementos para conocer el grado de deterioro de un bosque de encino que colinda con la ciudad de México en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, dentro de la Reserva Ecológica del Ajusco. Para ello, estudiamos el número y la diversidad de hongos ectomicorrizógenos. Se realizaron muestreos de cuerpos fructíferos, de raíces y de suelo en diferentes sitios de la reserva para conocer el estado, tanto de las micorrizas adheridas a las raíces, como de sus fructificaciones. También estudiamos la abundancia de los propágulos ectotróficos presentes en cada sitio para determinar si es necesaria su incorporación al suelo.

Por otra parte, este estudio documenta los efectos de las micorrizas de la zona sobre el crecimiento de *Quercus rugosa*. Para ello se emplearon dos fuentes de inóculo: a) suelo con una composición desconocida de hongos micorrizógenos y b) esporas del hongo *Scleroderma areolatum*.

En conjunto, esta tesis presenta datos que pueden ayudar a implementar técnicas que consideren a las micorrizas, tanto para evaluar el estado de deterioro de los ecosistemas, como en programas de reforestación y restauración de diversos bosques del Valle de México.

ANTECEDENTES

MICORRIZAS EN LOS BOSQUES DE CLIMA TEMPLADO

La simbiosis entre ciertos hongos y las raíces de los vegetales tiene gran relevancia en la naturaleza, pues se presenta aproximadamente en un 90% de los vegetales (Allen, 1991) y afecta la dinámica de poblaciones, comunidades y ecosistemas (Perry *et al.*, 1989). El grado de dependencia de la simbiosis varía de obligado a facultativo o no micorrizico dependiendo de la especie vegetal, ya que el hongo es por lo general, un simbiote obligado.

En los bosques de clima templado la micorriza predominante es de tipo ectotrófica. En esta simbiosis intervienen hongos ascomicetes y basidiomicetes y árboles de los géneros *Pinus*, *Quercus*, *Abies*, *Alnus*, *Pinus*, *Pseudotsuga*, entre muchos otros, aunque también se puede encontrar en raíces de arbustos como *Arctostaphylos*, y hierbas como *Cistus* y en helechos. En general, en bosques con una mayor riqueza de árboles ectotróficos encontramos una mayor diversidad de hongos ectomicorrizicos en comparación con bosques con una sola especie o género (Le Tacon *et al.*, 1992).

Se piensa que la presencia de los hongos en el bosque es fundamental puesto que la gran mayoría de árboles de clima templado se han descrito como ectotróficos obligados. Por ello, numerosos autores han sugerido que los hongos micorrizicos juegan un papel muy

importante tanto para el mantenimiento, como para la regeneración del ecosistema (Allen, 1991)

Aunque los hongos ectomicorrizicos no constituyen una biomasa importante de los bosques, se ha calculado que la transferencia de carbono hacia este elemento, varía entre el 10 y el 15%, aunque en algunos casos puede llegar a ser hasta de un 24% del total fijado en la comunidad (Vogt *et al.*, 1982)

El "costo" energético que representa el hongo para la planta se ve compensado por los nutrimentos que proporciona al elemento vegetal, principalmente nitrógeno, y en segundo término fósforo, potasio, calcio y otros elementos que puedan ser limitantes en el ecosistema. El beneficio mutuo que se obtiene en esta simbiosis es, en ocasiones, roto debido a factores ambientales. Cuando existen condiciones de abundancia de nutrimentos el hongo puede ser una carga innecesaria para la planta por lo que la colonización por el hongo cesa o disminuye. Asimismo, en situaciones de "stress" para la planta, el fotosintato que demanda el hongo puede causar una deficiencia en la planta. Además de los factores ambientales, este balance depende también de la eficiencia y de los requerimientos de cada especie vegetal y fúngica en particular. Así, vemos que hay especies o grupos de hongos más importantes en diferentes situaciones o edades de la planta. De aquí la importancia de favorecer una asociación múltiple o de elegir a un grupo de especies fúngicas de acuerdo con la situación específica de las plantas.

Se sabe que las raíces micorrizadas son mucho más eficientes en la incorporación de elementos minerales en comparación con las raíces vegetales no micorrizadas, pues exploran más terreno, son más longevas y tienen una capacidad enzimática que les permite extraer

mas nutrimentos del suelo, tanto de la porción inorgánica, como de la orgánica (Bowen,1973, Plassard *et al.*,1991) Además, se ha documentado que la asociación micorrizica protege contra plagas (Sylvia,1983; Dushesne,1994), cambios de pH y "stress" hídrico en el suelo (Plassard *et al.*,1991), asimismo, algunos hongos protegen a sus hospederos de elementos tóxicos como metales pesados y sustancias alelopáticas (Lobuglio y Wilcox,1988; Wilkins,1991)

Existen múltiples estudios que documentan el beneficio de la asociación en el crecimiento y vigor vegetal, sin embargo, debido a que el estudio de las micorrizas se ha desarrollado principalmente en laboratorio y con plántulas, no se ha podido determinar con certeza cuál es la importancia de las micorrizas en el mantenimiento de la productividad de los ecosistemas. Tampoco se sabe con certeza cuál es la relación entre el costo de la micorriza para la planta y su beneficio en la transferencia de carbono en los ecosistemas naturales (Vogt *et al.*,1991) En los últimos años se ha empezado a estudiar el efecto de estos hongos simbioses dentro de las poblaciones y comunidades naturales, en procesos como establecimiento, competencia (Perry *et al.*,1989), estructura de la comunidad (Read,1992), sucesión dinámica de ecosistemas (Allen,1991), relaciones con la rizósfera (Fitter y Garbaye, 1994), y otros Estos estudios ecológicos pueden ayudarnos a entender la relación hongo-planta, y así poder manejar mejor los ecosistemas forestales de explotación comercial.

UTILIZACIÓN DE LAS MICORRIZAS EN PROGRAMAS DE REFORESTACIÓN

Dada su importancia, los hongos ectomicorrizicos han sido utilizados en programas de reforestación y han mostrado que pueden ser un elemento clave para el éxito de la recuperación de algunos bosques (Marx y Kozlowski,1973)

El uso de las micorrizas en programas de reforestación se comenzó a practicar al introducir pinos exóticos en países tropicales y subtropicales, en donde, al no haber naturalmente hongos ectomicorrizógenos apropiados tuvieron que importarse para lograr éxito en las plantaciones (Mikola,1973)

El primer estudio publicado en el que se reconoce el beneficio de las ectomicorrizas en plantaciones fue hecho por Kessell y data de 1927 (Castellano,1994) Él observó que la presencia de esporocarpos de *Rhizopogon* coincidía con un mayor vigor y mayor crecimiento de *Pinus radiata* Sin embargo, durante los siguientes 40 años, los estudios sobre ectomicorrizas fueron muy escasos

Fue hasta los años 70, cuando se empezó a estudiar más intensivamente el efecto de esta simbiosis sobre el crecimiento de los árboles, especialmente se comenzó estudiando el efecto de *Pisolithus tinctorius* y *Rhizopogon* en los Estados Unidos (Castellano,1994). Actualmente existen cientos de publicaciones de muchos autores en todo el mundo en donde se evalúa el efecto de las ectomicorrizas sobre el crecimiento de diversos árboles (Castellano,1994) Sin embargo, los resultados de estos estudios muestran una gran variedad de respuestas. En algunos casos se documenta un beneficio, en otros no hay efecto y en

otros más, el efecto de la inoculación es negativo (Le Tacon *et al.*, 1992; Castellano, 1994). Esto nos indica la necesidad de estudiar más detalladamente la fisiología de cada simbiosis hongo-planta, para así manejar adecuadamente este componente

Asimismo, los estudios se han restringido a un número pequeño de especies tanto fúngicas como vegetales Castellano (1994) resume en una tabla 101 proyectos experimentales de reforestación que se estaban llevando a cabo en Estados Unidos, Europa, Canadá y Australia. En ellos, sólo se estudiaron ocho géneros vegetales (*Acacia*, *Eucalyptus*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Quercus* y *Tsuga*) y 39 especies hospederas. *Pinus* es el género más estudiado, ya que cerca de la mitad de los proyectos la involucran, en contraste, sólo dos estudios incluyen a *Quercus*. La revisión reporta que los estudios incluían el efecto de tan sólo 16 géneros de hongos: *Pisolithus*, *Rhizopogon*, *Thelephora*, *Scleroderma*, *Amanita*, *Hebeloma*, *Laccaria*, *Suillus*, *Tuber*, *Melanogaster*, *Lyophyllum*, *Complexipes*, *Protuberans*, *Setchelligaster*, *Descolea* y *Amphinema*. Esto nos revela que es necesario ampliar la investigación a un mayor número de especies vegetales y fúngicas

La manipulación de estos hongos en la restauración de ecosistemas es especialmente relevante en sitios totalmente talados, en donde se ha establecido una vegetación que no requiere de esta asociación, y por lo tanto los propágulos micorrízicos han decrecido o desaparecido, o cuando existe algún factor limitante como "stress" hídrico, bajas temperaturas, toxicidad en el suelo (Dodd y Thompson, 1994), u otro factor limitante (Amaranthus y Perry, 1987; Perry *et al.*, 1990)

Existen varios métodos para inocular plántulas con ectomicorrizas. a) adicionar suelo de bosques o de plantaciones al suelo utilizado en el vivero, b) introducir plántulas

micorrizadas en las camas de germinación y/o crecimiento, c) adicionar cultivos puros de micelio de hongos específicos propagado asépticamente y d) utilizar, en el agua de riego de las plantas, esporas de especies fúngicas conocidas

El método más utilizado es simplemente adicionar suelo de bosque pues es el más económico, pero en ocasiones su transporte resulta poco práctico, además, teóricamente existe el riesgo de acarrear plagas y malezas, aunque no es común que ello ocurra. Se prefiere el uso de suelo de plantaciones jóvenes pues la población de micorrizas tiene más capacidad para asociarse con las plántulas en comparación con los hongos predominantes en bosques maduros. Amaranthus y Perry (1987) plantean que se puede utilizar el suelo de sitios en donde crecen otras plantas micorrízicas arbustivas u arbóreas como *Arctostaphylos* u *Arbutus*.

El uso de inóculo esporal es factible en las especies que producen una gran cantidad de esporas como los gasteromicetos y boletáceos, pero en otros casos es más difícil. Además algunas esporas pierden rápidamente la viabilidad por lo que no se pueden almacenar. Otro inconveniente del inóculo esporal es que su capacidad infectiva es, en muchos casos, menor en comparación con el micelio o las raíces micorrizadas (Frances, 1983). Sin embargo, este método presenta ventajas en su transporte pues ocupa muy poco volumen. Además es de muy fácil aplicación pues puede mezclarse con el agua de riego y colonizar a una gran cantidad de plántulas.

El utilizar árboles o plántulas micorrizadas en las camas de germinación o crecimiento ha sido un método poco empleado. Esto se debe a que generalmente las plantas se crecen en bolsas separadas para facilitar su manejo y traslado al campo y únicamente

están en camas en los primeros días después de germinada la semilla, cuando la colonización aún no ocurre o hay muy bajos porcentajes. Sin embargo, este sistema se ha utilizado con éxito para producir *Pinus merkusii* en Indonesia (Mikola, 1973) y puede ser una alternativa de bajo costo para países pobres.

El uso de hongos específicos propagados vía micelio es, en la mayoría de los casos, todavía muy caro para poder emplearse a gran escala. Sin embargo a nivel experimental se ha observado que el uso de hongos seleccionados modifica significativamente el crecimiento de las especias vegetales, sea positiva o negativamente. De aquí la importancia de manejar adecuadamente esta simbiosis en los viveros (Le Tacon *et al.*, 1992). Existen algunos casos en donde se han utilizado hongos específicos para reforestar con bastante éxito sitios a gran escala, sobre todo se ha utilizado *Psolothus tinctorius* en el poniente de Estados Unidos (Marx *et al.*, 1991).

MICORRIZAS EN ENCINOS

El género *Quercus* ha sido descrito como micorrizico obligado, y al igual que otras especies de clima templado, se asocia con una gran variedad de hongos. Newton (1990) observó 21 tipos morfológicos diferentes en plántulas de *Quercus robur* crecidas en campo, pero sólo una, identificada como *Scleroderma citrinum*, predominaba en el sistema radicular abarcando un 61% de las puntas micorrizadas. En promedio cada plántula albergaba a siete tipos morfológicos de micorrizas.

En general, la especificidad de la asociación micorrizica es un tema poco explorado debido a las dificultades metodológicas que ello implica. Sin embargo, se cree que la mayoría de los hongos pueden colonizar a un amplio número de especies y géneros vegetales. En el caso del género *Quercus* se sabe que algunas especies fúngicas son específicas de este grupo, por ejemplo *Tuber*. La lista de hongos más comúnmente asociados a encinos incluyen Boletáceos, Russuláceos, Cortinariáceos y Sclerodermatales. En la micobiota de la Gran Bretaña se mencionan cuando menos a 15 Cortinariáceos del subgénero *Hygrocybe* confinados al encino, así como varios *Boletus* y *Russula* (Walting, 1974).

En México, los listados de la micobiota son aun poco representativos de la riqueza fúngica del país. Además existen pocos trabajos que relacionen la especie vegetal con la micobiota en particular. Garza Ocañas (1986) da un listado de hongos ectomicorrizógenos asociados con árboles específicos. En el caso de *Quercus rugosa* menciona a *Boletus pinicola* y *Melanogaster* sp. También existe un listado de las especies micorrizógenas asociadas con un bosque de *Q. rysophyla* en el estado de Nuevo León el cual incluye 91 especies (Garza et al., 1985).

Existen pocos casos de uso de ectomicorrizas para reforestación con encino. Sin embargo, en Rusia se han utilizado al introducir encinos en una estepa. La práctica de reforestación incluyó la adición de 15 a 10 g de suelo de bosque en un hoyo donde se introducían 6 a 8 bellotas directamente en el campo (Mikola, 1973).

PROCESOS DE DETERIORO DE LOS BOSQUES DE CLIMA TEMPLADO

A partir de los años 40's y sobre todo, después de los años 60's, el deterioro y muerte de grandes áreas boscosas ha preocupado a investigadores de Europa y Estados Unidos. Este deterioro varía en tiempo y extensión, por ejemplo, en 1984 afectaba aproximadamente al 50% de los bosques alemanes (Schutt y Cowling, 1985), mientras que en 1980 un suceso similar afectó a un bosque de encino en una franja de 4.5 a 8 km. por 56 km. de largo en la costa de Carolina del Sur (Tainter *et al.*, 1983). Similares afecciones se han descrito para diversos tipos de bosques de coníferas y latifoliadas, incluyendo a los encinos (Tainter, 1983, Wargo, 1996)

Los síntomas de deterioro que se han observado en los bosques son decoloración y pérdida de biomasa foliar, disminución en la tasa de crecimiento anual, senescencia prematura de hojas, aumento en la susceptibilidad a patógenos, muerte de árboles y muerte de la vegetación herbácea, así como manifestaciones de un crecimiento anormal, alteración en la morfología de las hojas, alteración en la forma de ramificación de ramas y raíces, cambios en la distribución del fotosintato, cambios en la producción de semillas y conos, cambios en el balance hídrico de las plantas, pérdida de biomasa radicular y deterioro de la asociación micorrizica (Schutt y Cowling, 1985)

Existen múltiples investigaciones que describen e intentan explicar este deterioro, pero aún no se sabe con certeza su origen. Muchos investigadores suponen que la contaminación atmosférica es la principal causa de deterioro de los bosques en Europa y de algunos bosques en Estados Unidos. Suponen que aunque la concentración de partículas

contaminantes no se encuentre sobre los límites "permisibles", su incidencia a lo largo de los años causa "stress" en la vegetación. Este "stress" se ve incrementado por sucesos ambientales como sequías o heladas que disparan la aparición de síntomas de afección (Schütt y Cowling, 1985). Sin embargo, esta hipótesis es difícil de demostrar, ya que la mayor parte de los estudios son de corto plazo, bajo condiciones de laboratorio o invernadero y con dosis más altas de lo encontrado naturalmente en los ecosistemas.

Por ello, otros estudiosos del tema piensan que la contaminación atmosférica puede ser el factor causal primario sólo en los casos en donde hay una excesiva emisión de contaminantes (Smith, 1990) y, que en muchos casos, factores climáticos son los responsables de la mortalidad de los árboles. Los cambios climáticos son considerados como sucesos naturales cíclicos que promueven procesos sucesionales y una mayor diversidad vegetal.

En general se piensa que los síntomas observados se deben a un complejo de factores de "stress" que actúan en combinación y son tanto de origen biótico como abiótico. Los factores abióticos causantes de "stress" que más se describen en la literatura son: sequía (Tainter *et al.*, 1983; Oak *et al.*, 1996; Thomas y Hartman, 1996), temperaturas extremas (Wargo, 1996; Marçais *et al.*, 1996) y contaminantes atmosféricos (Termorshuizen y Schaffer, 1987; Fellner, 1989; Jansen, 1991; Causin *et al.*, 1996). Estos son los agentes que típicamente comienzan con el proceso de deterioro. Posteriormente, actúan diversos agentes patógenos como hongos e insectos barrenadores y defoliadores que atacan a las raíces de los árboles y causan, en última instancia, la muerte de las plantas.

Contaminación y deterioro de los bosques

La contaminación atmosférica es uno de los grandes problemas de las sociedades modernas. Cada año se vierten a la atmósfera toneladas de sustancias químicas que exceden en mucho a lo producido naturalmente. Dentro de los principales contaminantes se encuentran los óxidos de nitrógeno, azufre y carbono (contaminantes primarios) y el producto de sus reacciones como ozono, nitritos, nitratos, sulfatos, sulfitos, ácidos sulfúrico y nítrico (contaminantes secundarios). Todos estos compuestos en grandes concentraciones pueden tener efectos adversos sobre los ecosistemas, pero su influencia será diferente dependiendo de su concentración, de las características del ambiente, de la forma de incorporación al sistema y de la composición genética de los individuos afectados. Por ello, tenemos un complejo de interacciones que la investigación científica apenas comienza a vislumbrar.

Las investigaciones que documentan el efecto de los contaminantes sobre el deterioro y eventual muerte de los bosques se enfocan sobre uno o varios contaminantes como ozono, lluvia ácida, amonio y otros compuestos nitrogenados, metales pesados y otros.

El ozono es un fuerte oxidante que actúa sobre las paredes celulares y de los cloroplastos, lo que ocasiona un decremento en la capacidad fotosintética. Además, se ha observado un incremento en la respiración por efecto del ozono, debido en parte, al incremento en el metabolismo por mecanismos de reparación de las plantas (Shafer y Shoerberg, 1994). Esto provoca reducciones en la tasa de crecimiento. Las plantas con altas tasas fotosintéticas son las más afectadas por este contaminante (Shafer y Heagle,

1989). Asimismo se reportan cambios en la asignación de biomasa, principalmente una reducción en la energía canalizada hacia las raíces. Esto tiene diferentes implicaciones en el estado nutricional e hídrico de las plantas, dependiendo de las especies involucradas y las condiciones ambientales, pero puede existir una reducción en la captura de nutrientes, en el crecimiento, en el estado nutricional de las plantas y se puede provocar un estado de deficiencia hídrica. Asimismo se ha documentado una mayor incidencia de patógenos en raíces expuestas a ozono (James et al, 1980)

Además de los cambios mencionados en la fisiología de la planta, existen cambios en su pareja simbiote. Se ha documentado que la colonización por hongos micorrizicos arbusculares se retarda y reduce, en otros casos también se reduce la cantidad de esporas producidas por el hongo (Shafer y Schoeneberger, 1994). En ocasiones el efecto del ozono es más grande en plántulas con hongos micorrizicos arbusculares, mientras que en otras la micorriza le provee cierta protección.

En el caso del efecto sobre las ectomicorrizas existe una controversia. Algunos autores reportan reducciones y cambios en la composición de la microbiota asociada a las raíces. Simmons y Kelly (1989), por ejemplo, reportan que en un experimento con plántulas de *Pinus taeda* L. sujetas a altas concentraciones de ozono (el triple de lo encontrado en el ambiente) no se observaron modificaciones en la biomasa, ramificación y longitud radicular, aunque sí observaron cambios en la composición fúngica. Sin embargo, Reich, et al (1985) reportan que la colonización micorrizica aumenta en un 15 a 20 por ciento en plántulas de *Quercus rubra* al aumentar la dosis de ozono. El autor hipotetiza que la colonización se incrementaría hasta un nivel límite desde el cual empezaría a decaer. Esto pudiera indicar

que, en este caso, las raíces de encino son más sensibles y se reducen más que el hongo simbiote, por lo que el porcentaje de colonización se incrementa. Este mismo caso ha sido reportado para *Pseudotsuga menziesii* (Shafer y Shoerenberg, 1994)

Los depósitos ácidos, derivados de la contaminación atmosférica, también inciden de manera importante en los bosques del mundo. Sin embargo, en la actualidad existe poca evidencia que apoye la hipótesis de que afecten directamente el crecimiento y desarrollo de las plantas (Shafer y Shoeneberger, 1994). Algunos autores han indicado que la lluvia ácida, al incidir sobre las hojas, provoca un desgaste de la cutícula, lo que hace a los árboles más propensos a las plagas y enfermedades (Smith, 1990). Además incrementa la cantidad de elementos lixiviados del ecosistema, lo que a la larga puede repercutir en una deficiencia de ciertos nutrimentos. En un estudio de 8 años de duración con lluvia ácida (pH's de 2.5 y 3) se reportan reducciones en el Ca y Mg intercambiables, así como en el estado nutricional de varias especies de musgos (Nygaard y Abrahamsen, 1991). Por otra parte, los pH bajos provocan la solubilización de elementos tóxicos como el aluminio y metales pesados, que a ciertas concentraciones, provocan necrosis de la biomasa radicular. Esto a su vez, redundaría en una deficiencia hídrica y nutricional en las plantas.

Dighton *et al.* (1986) cuantificaron los cambios en la composición de la micobiota en raíces de plántulas de *Pinus sylvestris* sujetas experimentalmente durante 5 años a altos niveles de ácido sulfúrico. No observaron cambios en la biomasa radicular, excepto un aumento en su ramificación debido al incremento de una micorriza de tipo coraloides. Los autores concluyeron que el efecto de la lluvia ácida en su estudio es menor a lo esperado,

considerando que se sometió a las plantas a una dosis mucho mayor (pH 3) de la que ocurre normalmente en los bosques

Los depósitos ácidos pueden llegar a cambiar los pH's del suelo, especialmente si se trata de suelos con un bajo contenido de materia orgánica Danielson y Visser (1989) acidificaron un suelo durante 5 años hasta obtener pH de 1.6 a 5.2, y observaron que al reducirse el pH, también lo hace la diversidad de hongos asociados a las raíces. A pH's extremadamente ácidos sólo permanecen dos especies: *Ptiloderma pratense* y *P. contorta*. Suponen que estas dos especies confieren resistencia a las plantas a estas condiciones ácidas. Stroo y Alexander (1985) observaron que las micorrizas aumentan a niveles de pH comparables a los que ocurren en sitios contaminados (3.5), y que no existe un daño aparente en las plantas. Esto se observó especialmente en suelos infértiles, donde se incrementó el porcentaje de colonización. Los autores suponen que éste es un primer efecto del "stress" de las plantas que intentan adquirir más nutrientes como respuesta a lo perdido por la lixiviación, pero si el "stress" continúa probablemente se observen otros efectos

Otro componente de la contaminación atmosférica que ha sido ampliamente estudiado es la incorporación de nutrientes y especialmente de nitrógeno al ecosistema. La abundancia de nitrógeno puede ocasionar un incremento inicial en el crecimiento y, como consecuencia, una mayor demanda por otros nutrientes. Posteriormente sobrevendría una deficiencia nutricional como lo sugiere Abrahamson (Abrahamson, 1980, citado por Schütt y Cowling, 1985). Además, el exceso de nitrógeno provoca aumento en la susceptibilidad a las heladas al retardar la producción efectiva de cutícula bajo la epidermis y la conversión del azúcar en almidón (Friedland *et al.*, 1984). Por otra parte, la absorción de amonio por el

tejido vegetal requiere la excreción de K^+ , Mg^{++} y Ca^{++} , por lo que un incremento en sulfato de amonio puede ocasionar deficiencias de estos micronutrientes, lo que a su vez puede ocasionar una caída prematura de las hojas (Roelofs *et al.*, 1984). Otro efecto importante del aumento en la concentración de este nutriente es la inhibición de la asociación micorrizica, como ha sido ampliamente documentado por Arnebrant y Soderstrom, 1992, Newton, 1990 y Rudawska, 1986. Boxman *et al.* (1986) reportan que al modificarse la proporción de potasio de amonio de 1 a 40, como ocurre en los suelos holandeses, se provoca una inhibición del 60 a 80% del crecimiento de colonias fúngicas en cultivos puros. Rudawska (1986) estudió el efecto de diferentes formas de nitrógeno y su relación con compuestos de carbono, observando que la micorriza se inhibe en todos los casos, pero el nitrato tiene un efecto más pronunciado, seguido por la urea. Por otra parte el amonio no afectó la micorrización a dosis de menores a $30 \mu g \text{ ml}^{-1}$. La cantidad de glucosa y sacarosa en las raíces se correlacionó con el tipo de nitrógeno utilizado y con la cantidad de ectomicorriza formada: a más nitrógeno, más glucosa en las raíces, pero menos micorriza formada.

Experimentos *in vitro* han demostrado que los metales pesados pueden causar una inhibición del crecimiento de los hongos ectotróficos, asimismo pueden reducir o impedir la esporulación, y disminuir la germinación de los propágulos (Smith, 1990). Sin embargo, existe un amplio intervalo en la sensibilidad de los hongos hacia diferentes metales pesados. En algunos casos se ha documentado que las micorrizas confieren a las plantas resistencia hacia los metales pesados: zinc, níquel, aluminio y cobre. No se conoce el mecanismo específico de tolerancia, sin embargo se ha observado que el hongo fija los metales en sus

paredes, sea en el manto o en las hifas externas y no los transfiere hacia su hospedero (Wilkins,1991).

Algunas observaciones de deterioro en bosques del Valle de México

A partir de los años 70's se han observado múltiples evidencias de daños en la vegetación del Valle de México presumiblemente debido a agentes oxidantes fotoquímicos. Se han reportado plagas como áfidos y *Trepulostepes chapunguensis* en especies arbóreas de amplia distribución en la ciudad como es el fresno. En *Platanus* sp se ha reportado senescencia y defoliación prematura, y en *Eucalyptus globulus* se han observado síntomas de daño foliar típico de la oxidación (de Bauer y Krupa,1990)

Así mismo se ha observado un decaimiento progresivo en bosques de *Abies religiosa* (oyamel) en el Desierto de los Leones. Alvarado *et al* (1989) han detectado, por medio de análisis dendrocronológicos, que a partir de los años 60's ha habido una reducción progresiva en las tasas de crecimiento de los árboles de esta especie. Documentan además una senescencia prematura de hojas (con una retención promedio de 2 años, en contraposición a 6 años de árboles sanos), así como daños foliares posiblemente debidos a la oxidación de fenoles. También reportan importantes plagas del gusano barrenador, sin embargo, no observaron asociación entre la muerte de los árboles y la presencia de insectos.

De Bauer *et al* (1985) documentan el daño en especies como *Pinus hartwegii* y *P. montezumae* var. *lindleyi* en un gradiente que va de la ciudad de México a Cuernavaca. Reportan que el daño foliar, atribuido al efecto del ozono, decrece conforme baja la altitud y

aumenta la distancia a la ciudad de México Observaron que la especie más afectada es *P. hartwegii*, que se encuentra a mayor altitud (300- 3500 m s n m) Por otra parte encuentran que esta especie está más severamente afectada en el Parque Nacional Desierto de los Leones, en donde presenta una alta mortalidad a edad temprana, así como fuertes daños en su biomasa foliar Así mismo de Bauer y Alvarado (1991) indican que junto con el bandeado y moteado clorótico de las hojas de *P. hartwegii* se presenta el ataque del hongo *Lophodermium* sp en un 93 % de los árboles muestreados en el Parque Nacional del Ajusco. Las hojas de ramillas del segundo año y con exposición norte (hacia la ciudad) son las más afectadas Así mismo, detectaron otros patógenos como el gusano barrenador *Pityophthorus aztecus*

Hernández y Nieto (1996) estudiaron la respuesta de *Pinus maximartinezii* *Rzedowski* expuestos a la contaminación atmosférica en condiciones no controladas Observaron ligeros daños en la biomasa foliar (moteado clorótico) y senescencia prematura de las hojas (retención por 3 años, en vez de 5), sin embargo consideran que esta especie tiene una sensibilidad media a la contaminación y la proponen para utilizarse en la reforestación de la ciudad

El efecto del ozono en el Valle de México es especialmente nocivo pues, debido a la latitud del Valle, existe una alta radiación solar, por lo que este contaminante prevalece a altas concentraciones durante todo el año Además, el régimen climático de lluvias en verano determina que haya una mayor efecto de este contaminante pues, en esta época la actividad metabólica de la vegetación aumenta en el periodo caliente, cuando persiste una alta incidencia de ozono (Miller *et al.*, 1994) De Bauer y Krupa (1990) consideran que, a

diferencia de lo que sucede en el centro de Europa, el ozono es el contaminante que más afecta a la vegetación del Valle de México. Sin embargo, consideramos que la falta de estudios en esta zona, no permite en la actualidad determinar con precisión la importancia relativa de los diversos contaminantes sobre la vegetación en la Ciudad de México y zona metropolitana.

Las micorrizas como indicadores del deterioro de los bosques

En los últimos años se ha reportado una reducción en la cantidad y diversidad de hongos, especialmente ectotróficos, en diversos países de Europa. Arnolds (1991) resume datos de diversos autores europeos en los cuales se observan reducciones de entre el 40 y el 80% de especies fúngicas en diferentes bosques entre los últimos 60 y 20 años. Por ejemplo, en un bosque de *Quercus robur* de Holanda se contaban 37 especies simbiotes por 1000 m² en 1972, mientras que en 1988, sólo se encontraban 12 especies. Asimismo, en diversos bosques europeos de latifoliadas se encontraban en promedio 37 especies micorrizógenas por incursión entre 1912 y 1954, mientras que entre 1973 y 1982 únicamente se encontraban 19 especies.

Arnolds (1991) señala que se han documentado cambios en la proporción de hongo simbiotes /saprófitos del suelo /parásitos/ lignícolas en diversos bosques. En general, los hongos ectotróficos muestran una mayor disminución, los hongos lignícolas y parásitos aumentan y las poblaciones de hongos saprófitos pueden no modificarse (ver como ejemplo la tabla 1). Asimismo Fellner (1989) reporta que en bosques de coníferas y latifoliadas sanos

de Holanda, el 40-60% de la microbiota es de tipo ectotrófica. Sin embargo, este porcentaje se reduce en los bosques deteriorados hasta un 4% en sitios extremos

Tabla 1: Macromicetos de diferentes grupos funcionales, encontrados en 15 visitas en Holanda entre 1912 y 1954 y otras 15 visitas entre 1973 y 1982. (tomado de Arnolds, 1991 pag 212.)

	Número promedio de especies por incursión 1912-1954	Número promedio de especies por incursión 1973-1982	Dif. significativo* entre 1912-1954 y 1973-1982	Número total de especies estudiadas 1912-1982
Saprotitas que colonizan el manto y sustratos no leñosos (A)	41	37	No significativo	94
Saprotitas y/o parásitas que colonizan la madera (B)	38	50	Aumento significativo	94
Hongos saprófitos (A+B+C)	79	87	No significativo	186
Hongos micorrizógenos asociados con latifoliadas (D)	37	19	Reducción significativa	65
Hongos micorrizógenos asociados a coníferas (E)	14	3	Reducción significativa	29
Hongos micorrizógenos asociados con latifoliadas y coníferas (F)	20	16	Reducción significativa	32
Hongos micorrizógenos (D+E+F=G)	71	38	Reducción significativa	126
Número total de macromicetos (C+G=H)	150	125	Reducción significativa	314
Hongos micorrizógenos (G) como % del total (H)	47%	37%	-----	-----

* Diferencia significativa de acuerdo a la prueba de Friedman (Siegel, 1956). Aumento o reducción significativa con $p \leq 0.01$.

Los cambios en la composición y riqueza fúngica de los bosques han sido atribuidos a diversos factores, pero principalmente se han relacionado con la contaminación atmosférica. Kowalski, *et al.* (1989) encuentran reducciones, tanto en la diversidad de fructificaciones de hongos micorrizógenos, como en la abundancia de raíces micorrizadas en zonas con alta contaminación atmosférica. Termorshuizen y Schaffers (1987) estudian la relación entre el número de carpóforos y el número de especies ectotróficas por un lado, y las concentraciones de SO₂ y O₃ en la atmósfera y las emisiones de NH₃ por el otro. Encuentran correlaciones negativas en los bosques maduros de *Pinus sylvestris* de Holanda, aunque no así en bosques jóvenes. Asimismo, Jansen (1991) encontró correlaciones entre la vitalidad de los árboles, la contaminación atmosférica y la abundancia y diversidad de micorrizas, tanto las asociadas a las raíces como en la formación de cuerpos fructíferos. Al igual que Termorshuizen y Schaffer (1987), reportó que las plantaciones jóvenes se ven menos afectadas y presentan una mayor diversidad y abundancia de hongos micorrizógenos. Causin *et al.* (1996) encuentran una diferencia significativa en los porcentajes de micorrización entre árboles de encino (*Quercus robur*) sanos y árboles con diversos grados de defoliación, aunque el grado de defoliación no se correlacionó con los porcentajes de micorrización. Asimismo, Jansen (1991) reportó una falta de correlación entre la defoliación y la micorrización, aunque encuentra correlaciones positivas entre otros indicadores de la vitalidad de los árboles como apertura del dosel, pérdida de ramas y daño a la corteza contra porcentajes y morfotipos de hongos micorrizicos asociados a la raíz, así como de carpóforos ectotróficos.

Algunos investigadores han encontrado que existe una modificación en las poblaciones de hongos ectotróficos antes de que se aprecie algún síntoma de deterioro en las plantas (Shafer y Shoeneberg, 1994, Danielson y Visser, 1989, Stroy y Alexander, 1985), y es factible que el cambio en la colonización pueda condicionar positiva o negativamente la respuesta de la planta al "stress". Por ello se ha propuesto que la simbiosis ectotrófica puede ser utilizada para evaluar el grado de deterioro del bosque. Para estos efectos algunos autores como Fellner (1989) y Arnolds (1991) han propuesto ciertas variables entre las que podemos incluir:

1. la reducción en el número de especies
2. la reducción en el número de hongos por unidad de superficie
3. la proporción de hongos parásitos/lignícolas/saprófitos y micorrizógenos
4. la diversidad y porcentaje de micorriza formada en las raíces
5. la reducción en el número de esporocarpos de especies sensibles. En este caso, cada bosque tendrá sus propias especies indicadoras, siendo las más sensibles las asociadas con coníferas, seguidas por las especies de latifoladas y las menos sensibles, las que tienen un amplio intervalo de hospederos de especies latifoliadas y coníferas (Fellner, 1989, Arnolds, 1990)

Fellner (1989) distingue tres etapas en el proceso de deterioro: inhibición de la fructificación (reducción en el número de esporocarpos) de hongos micorrizógenos, reducción en la diversidad de hongos ectotróficos y eliminación de la simbiosis. Arnolds (1991) también distingue 3 etapas en el proceso de deterioro de la micobiota ectotrófica y detalla 7 subfases más:

- (0) Flora ectomicorrizógena bien desarrolladas, en donde no hay afección de la actividad de ninguna especie
- (1) Reducción en la flora ectomicorrizógena: disminución en la producción de esporocarpos y desaparición de la mayoría de las especies sensibles o "críticas"
 - (1.1) La mayor parte de las "especies críticas" reducen la producción de esporocarpos. En Holanda, las especies críticas incluyen a *Pheleodon*, *Sarcodon*, *Hydnetum*, *Bankera*, *Boletopsis*, *Suillus*, *Tricholoma* y algunos *Coriarius* spp. Son reemplazadas por especies menos "críticas"
 - (1.2) Las "especies críticas" no fructifican y comienza un decremento en la producción de esporocarpos menos sensibles, que en Holanda son *Russula*, *Amantia*, *Inocybe* y *Boletus*. Estas especies son reemplazadas por especies menos sensibles, por lo que el número total de esporocarpos no se ve afectado
 - (1.3) Comienza a afectarse la fructificación de especies con sensibilidad moderada y las pérdidas no se compensan totalmente por el aumento en la productividad de otras especies. Micorrización aún abundante, la mayoría de las raíces se encuentran colonizadas
- (2) Flora ectomicorrizógena degradada. La diversidad total y de especies moderadamente críticas se ve seriamente reducida, así como su producción de esporocarpos
 - (2.1) La producción de esporocarpos y la diversidad de especies es menos del 50% de lo normal; la pérdida de especies moderadamente sensibles no se compensa por el aumento de especies menos sensibles
 - (2.2) Desaparición de especies moderadamente críticas, aún existen especies menos críticas, aunque posiblemente su densidad sea menor. En Holanda, estas especies no sensibles incluyen a *Amantia rubescens* (Pers.) Fr., *Laccaria laccata*, *L. proxima* (Broud.) Pat., *Russula ochroleuca* Pers., *Scleroderma citrinum* Pers., *Paxillus involutus*, *Lactarius hepaticus* Plowr. in Boud., *L. necator* (J.F. Gmel.) Pers., *L. theiogalus* (Bull.) Fr., *S.F. Gray* y *L. quicuus* (FR.) Fr. La frecuencia de raíces colonizadas puede estar considerablemente reducida.
- (3) La flora ectomicorrizógena está muriendo: las especies ectomicorrizógenas no producen cuerpos fructíferos
 - (3.1) La fructificación de especies ectomicorrizógenas tolerantes, "no críticas" está fuertemente reducida. Generalmente menos del 50% de raíces micorrizadas
 - (3.2) Ausencia total de esporocarpos de ectomicorrizas y pocas o nulas raíces con ectomicorrizas.

OBJETIVOS

Generales

1. Evaluar el estado de las ectomicorrizas, como un indicador del deterioro del ecosistema en un bosque de encino y en las zonas pedregosas que circundan a este bosque en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, en el Ajusco Medio, D F
2. Determinar si las micorrizas pueden ser un factor auxiliar para la recuperación de este bosque y para la reforestación de las zonas con pocos individuos arbóreos
3. Conocer el efecto de las ectomicorrizas sobre el crecimiento de *Quercus rugosa*, la especie de encino dominante en la zona

Particulares

Estado de las micorrizas

1. Conocer la diversidad de cuerpos fructíferos de las especies fúngicas micorrizógenas asociadas con los encinos, tanto en la zona que se pretende reforestar (matorral), como en el bosque maduro y en el encinar abierto
2. Conocer el porcentaje de colonización micorrizica en la zona de bosque maduro.
3. Determinar si la falta de inóculo micorrizico es un factor limitante para la introducción de encinos en la zona de matorral de la reserva.
4. Detectar especies de hongos micorrizógenos que pudieran ser propagados en cultivos puros.

Efectos de las micorrizas en el crecimiento de *Quercus rugosa*

5. Determinar el efecto de la micorrización sobre el crecimiento y asignación diferencial de recursos hacia tallo, hojas y raíces en diferentes tipos de suelo
6. Determinar el efecto del hongo micorrizógeno *Scleroderma areolatum* sobre el crecimiento y asignación diferencial de recursos hacia tallo, hojas y raíces
7. Determinar cuál es mejor fuente de inóculo para la producción de plantas en el vivero: el suelo de bosque o las esporas de *Scleroderma areolatum*
8. Determinar el efecto de *Scleroderma areolatum* en condiciones de escasez extrema de recursos

METODOLOGÍA

CARACTERÍSTICAS DEL PARQUE ECOLÓGICO DE LA CIUDAD DE MÉXICO EN EL AJUSCO MEDIO, D.F.

Los estudios se llevaron a cabo en un bosque de encino dominado por *Quercus rugosa*, y en las zonas abiertas pedregosas que circundan a este bosque en el Parque Ecológico de la Ciudad de México

Este parque fue decretado como zona sujeta a protección en 1989 al expropiarse 727 Ha en la parte media de la serranía del Ajusco, entre las cotas de 2450 y 2800 m s n m. La zona de estudio abarca aproximadamente 70 Ha. Limita al N con las colonias Primavera y Verano de la delegación de Tlalpan, al este con la zona residencial de Tlalpuente y al sur con la vía del Ferrocarril a Cuernavaca. La reserva tiene una gran zona pedregosa que fue invadida en los 80's, por lo que a la fecha de expropiación ya existía una importante perturbación. La zona de bosque maduro también muestra signos de perturbación por haber sido intensivamente utilizada, posiblemente para obtención de leña. Se observa una regeneración vegetativa a partir de tocones de un diámetro mucho mayor que los árboles actuales (Bonfil *et al.*, 1997)

El clima es templado subhúmedo con lluvias en verano y de acuerdo a la clasificación de García (1964) corresponde al Cb(w₂)(w)ig, el más húmedo de los subhúmedos. Se

presenta una precipitación anual de alrededor de 1000 mm que se concentra entre los meses de mayo a octubre y la temperatura media anual es de 15° C (Álvarez Cruz, 1992). En el bosque las temperaturas máxima y mínima son de 26 y 10° C, respectivamente, y en la zona del pedregal de 40 y -4 ° C, respectivamente (Bonfil, 1995).

En la zona se distinguen tres sitios (ver figura 1): el bosque maduro, las zonas con bosque abierto (encinar) y la zona de matorral xerófito. En el bosque denso o maduro dominan *Q. rugosa* y *Q. laurina* con una densidad aproximada de 800 árboles por hectárea. También se encuentran otras especies arbóreas como *Pinus teocote* (ocote), *Arbutus jalapensis* (madroño) y *Alnus* sp (aile). Este bosque se establece sobre los suelos bien formados y con pendientes pronunciadas. El bosque abierto que hemos denominado encinar, se establece en suelos volcánicos superficiales, en él domina *Q. rugosa* que alcanza una densidad de 150 árboles por hectárea (Cabrera, et al., en prensa). El matorral xerófito se desarrolla en terrenos rocosos y pueden distinguirse dos tipos. El primero es un matorral relativamente conservado en el cual domina el arbusto *Sedum oxypetalum*, siendo también abundante *Senecio praecox*, *Agave mequidens*, *Opuntia* sp con individuos arbóreos encontramos a *Q. rugosa* en forma aislada. El resto del matorral está más perturbado e incluye elementos arbóreos como *Buddleia cordata* y *Dodonaea viscosa* y escasos encinos. El estrato herbáceo es rico en especies y en él predominan las anuales, principalmente de la familia Asteraceae (Cabrera, et al., en prensa).

La zona pedregosa de la reserva incluye tanto al encinar como al matorral, y se deriva de las erupciones del Xitle, volcán que se encuentra a unos 20 Km. de distancia de la

reserva. En estos sitios el desarrollo del suelo es aún muy pobre , encontrándose suelo mezclado con la roca madre y bajo ella.

En la tabla 2 se presentan datos de análisis de suelo de los tres sitios de la reserva. Estos se realizaron en el laboratorio de análisis químico del Instituto de Ecología, UNAM. En ellos podemos ver que existe una gran heterogeneidad en las características de los suelos, sobre todo en el encinar. Sin embargo, podemos detectar algunas tendencias. El pH del bosque es el menos ácido, posiblemente porque ha podido amortiguar mejor los cambios de pH ocasionados por la lluvia ácida. El encinar y el bosque contienen más fosfatos con respecto al matorral, en cambio, contienen menos nitrógeno orgánico. Sin embargo, es importante destacar, que la mayor diferencia entre los suelos es su estructura, mientras en el suelo de bosque encontramos horizontes bien diferenciados (O, A y B), en los suelos de matorral y encinar el suelo está mezclado con la roca madre (observación personal).

Los encinos presentes son perennes por lo que el bosque es siempreverde, a pesar del prolongado período de sequía (7 a 8 meses). Producen flores en primavera y los frutos y semillas se liberan en noviembre o diciembre.

La mayor parte de la regeneración natural ocurre en el encinar (Bonfil, 1995), probablemente debido a una mayor incidencia de luz que en el bosque, mientras que en la zona de pedregal no hemos visto plántulas de encino que no hayan sido introducidas.

A partir de 1990 se han introducido en la zona del pedregal encinos producidos en viveros de la delegación de Tlalpan y de la UNAM. El seguimiento de estas plantaciones indica que la mayor sobrevivencia, después de un año de introducción de los encinos al campo, se localiza en los sitios sombreados con pequeñas acumulaciones de suelo. La

sobrevivencia va de un 5 a un 20% dependiendo de las condiciones del vecindario vegetal y del suelo (Cabrera, *et al.*, manuscrito)

En esta reserva no se permite el acceso a visitantes, sin embargo, su cercanía con la ciudad constituye un elemento de perturbación constante. Existen veredas y caminos que se transitan a pesar de estar prohibido, pues es una zona de paso hacia ejidos y colonias. Incluso hay tránsito vehicular de camiones materialistas.

Por otra parte, este sitio recibe una gran cantidad de contaminantes que se generan en la ciudad y que son dispersados hacia esta zona por los vientos dominantes. En la figura 2 se presentan gráficas con la contaminación atmosférica promedio monitoreadas en diversos puntos de la ciudad de México. Aquí observamos que en la mayoría de los meses se excede la norma ambiental.

Tabla 2: Características de los suelos de la Reserva. Se realizaron análisis de 3 muestras de cada sitio*.

suelo	mues- tra **	pH	M O	C E	PO ₄	Pt	PND	NH ₄	NO ₃	Nt	Norg
mat	1	4.61	12.88	140.6	nd	915	915	12	56	5630	5562
mat	2	4.53	18.15	186	nd	1055	1055	10	45	4080	4025
mat	3	5.08	11.64	132.2	3.57	855	854.4	8	26	4070	4036
enc	1	4.58	4.54	38.1	47.11	825	777.9	16	48	1730	1666
enc	2	5.23	2.58	32.4	80.92	1085	1004	15	50	830	765
enc	3	4.73	17.99	141.1	4.90	13.50	6305	20	36	6310	6254
bos	1	5.58	9.65	196.4	0.14	660	659.9	19	25	6300	4256
bos	2	5.68	11.46	208	0.21	705	704.8	10	65	3760	3685
bos	3	5.69	8.03	210	10.08	820	809.9	9	51	3330	3270

* M O = materia orgánica(%), C E = conductividad eléctrica (micromohos), Pt = fósforo total(partes por millón-ppm), PND = fósforo no disponible(ppm), Nt = nitrógeno total(ppm), Norg = nitrógeno orgánico (ppm)

** Todas las muestras tuvieron textura migajón arenoso y color de rojizo obscuro a rojizo

Figura 1: Sitio de estudio dentro de la Reserva Ecológica del Ajusco

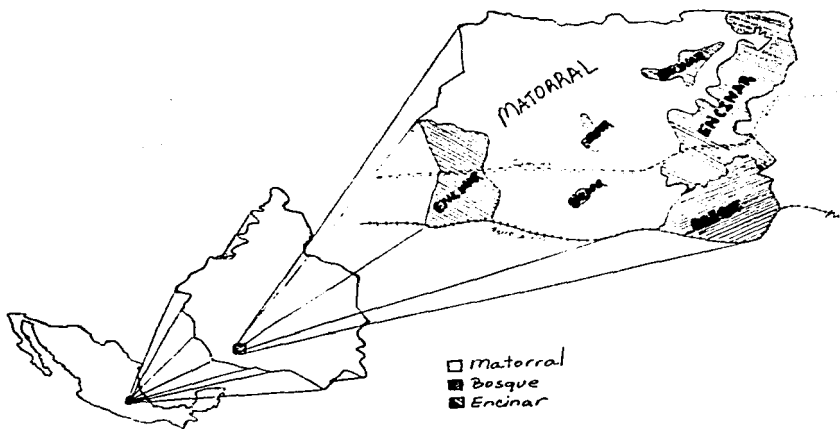
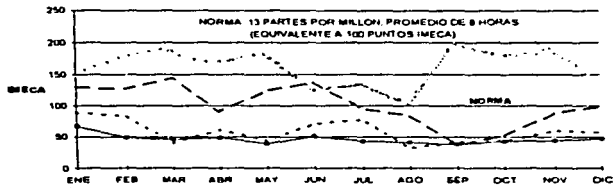


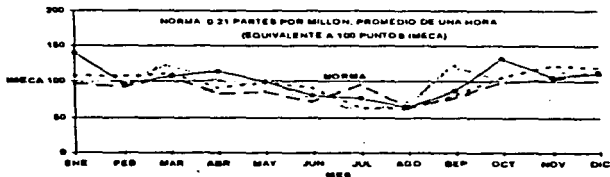
figura 2: Contaminantes atmosféricos en la ciudad de México de 1991-1994

Fuente: Informe anual de la calidad de aire de la zona metropolitana de la Ciudad de México, Departamento del Distrito Federal, 1995

**MONOXIDO DE CARBONO
MAXIMOS MENSUALES EN LA CIUDAD DE MEXICO**



**BIOXIDO DE NITROGENO
MAXIMOS MENSUALES EN LA CIUDAD DE MEXICO**



—•— 1991 - - - 1992 - · - · - 1993 — 1994

**OZONO
MAXIMOS MENSUALES EN LA CIUDAD DE MEXICO**

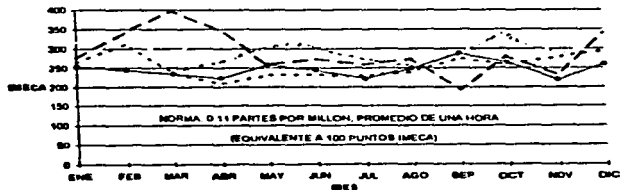
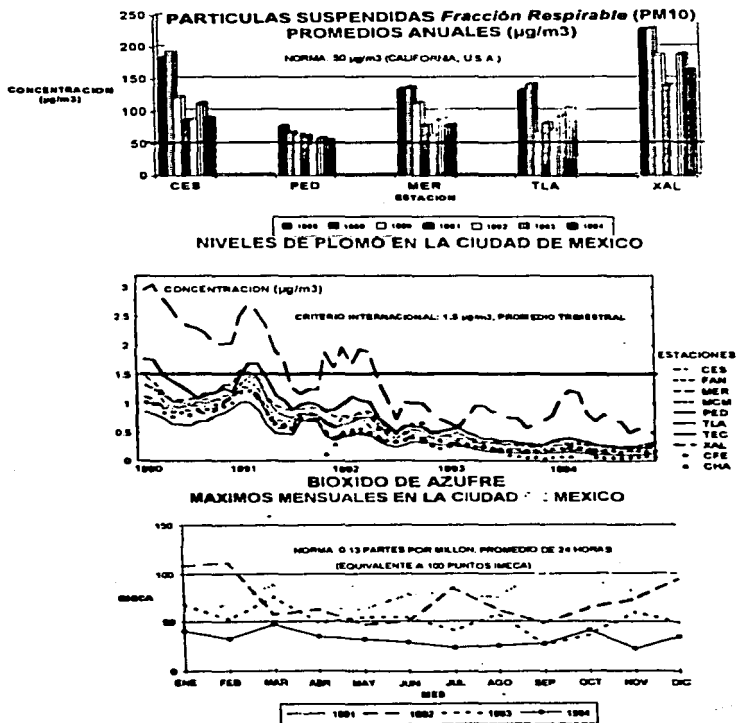


Figura 2 cont. Contaminantes atmosféricos en la Ciudad de México de 1991-1994
 Fuente: Informe anual de la calidad del aire de la zona metropolitana de la Ciudad de México, DDF, 1995



ESTADO DE LA MICOBIOTA ECTOTRÓFICA EN LA RESERVA

Recolección de cuerpos fructíferos de especies de hongos ectomicorrizógenos

Se realizaron 14 visitas a los tres sitios de estudio durante los meses de junio a octubre de 1995. En estas visitas se recolectaron los cuerpos fructíferos de especies ectomicorrizógenas de asco y basidiomicetes de hábito epigeo. Los ejemplares se caracterizaron y secaron en estufa a 60° C por 24 a 48 hrs. Posteriormente se identificaron de acuerdo con la bibliografía especializada: para el género *Russula*: Bon, 1988, Kibby y Fatto, 1990; para el género *Inocybe*: Kuhner y Romagnesi, 1953, para el género *Scleroderma*: Guzmán, 1970, para el género *Astraeus*: Ellis y Ellis, 1990; para el género *Cantharellus*: Thiers, 1985, para el género *Hygrophorus*: Largent, 1985, para el género *Laccaria*: Aguirre y Pérez Silva, 1978, Vellinga y Mueller, 1987. Los ejemplares colectados fueron depositados en el herbario de la Facultad de Ciencias (FCME).

Porcentaje de colonización micorrizica en el bosque

Se determinó el porcentaje de micorrización de las raíces de encino en la zona de bosque del Ajusco. Esto se contrastó con lo encontrado en otro bosque de encino pero al lado sur de la Sierra de las Cruces, en el municipio de Huitzilac a 2 ½ km. al SE de la población de Huitzilac. Este segundo sitio presenta algunas similitudes con el bosque del Ajusco como son: altitud 1400m s.n.m., diámetro de los árboles y cobertura vegetal, además

en este bosque también se presenta *Quercus rugosa*, aunque no como un elemento dominante.

Para determinar el porcentaje de colonización micorrízica en ambos bosques se trazó un transecto de 50 m de largo. Sobre éste se colectaron bloques de suelo de 25 x 25 x 10 cm (largo x ancho x profundidad) cada 10 metros aproximadamente. Se obtuvieron un total de 7 muestras para el Ajusco y 5 para Huitzilac. Los muestreos se realizaron durante el mes de agosto y las muestras se refrigeraron hasta su análisis. Se contó, bajo el microscopio estereoscópico, el número de puntas micorrizadas y el de puntas no micorrizadas y el material se fijó en FAA (formol, ácido acético y alcohol).

Posteriormente se realizó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney para determinar si hay diferencias significativas en el porcentaje de colonización micorrízica entre los dos sitios.

Potencial de inóculo de los suelos

Se determinó el potencial de inóculo de 4 suelos: bosque, encinar, matorral (en sitios a cuando menos 10 m de distancia de algún encino) y suelo de matorral colectado bajo el tronco de encinos y entre sus raíces.

Para cada sitio se tomaron 3 muestras de suelo. Éste se tamizó con malla de 1 pulg para eliminar las rocas mayores a este diámetro y se revolvió para homogeneizarlo. Se llenaron 10 macetas con 60 cm³ de suelo para cada sitio. En cada maceta se introdujo una plántula de *Quercus rugosa* proveniente de una bellota seleccionada de entre 2 y 3 g y con

aproximadamente 45 días de edad a partir de su germinación. La germinación se llevó a cabo a temperatura ambiente sobre sustrato de agrolita con previa escarificación. Se dejó crecer la plántula durante 7 meses (de junio de 1995 a enero de 1996) a temperatura ambiente en un vivero del Instituto de Ecología, UNAM. El riego fue de lluvia natural complementado con riego manual en caso de ausencia de lluvias por más de dos días. Se cosecharon 6 plántulas de cada sitio para analizar el porcentaje de micorrización a través del conteo del número de puntas micorrizadas. Finalmente se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para determinar si existían diferencias significativas entre las muestras y la prueba de Tukey para determinar entre qué muestras había diferencias.

EFFECTOS DE LA MICORRIZACIÓN EN EL CRECIMIENTO DE *Quercus rugosa*.

Condiciones experimentales

Se realizaron tres experimentos para conocer el efecto de las micorrizas en el crecimiento de *Quercus rugosa*. Para todos los experimentos se tuvieron las mismas condiciones experimentales. Se pusieron a crecer encinos en un vivero cubierto con malla de gallinero bajo condiciones de temperatura ambiente que oscilaban entre 5 y 30° C. El riego fue proporcionado por la lluvia natural y fue complementado con riego manual durante la época de secas y cuando éstas se ausentaban por más de dos días durante la época de lluvias.

Experimento 1

En este experimento se crecieron plántulas de *Quercus rugosa* sobre suelo de 3 sitios: bosque, encinar y matorral, bajo dos condiciones con y sin micorriza, haciendo un total de 6 tratamientos. Se incluyeron 35 réplicas por tratamiento.

Debido a la gran variabilidad en el tamaño de las semillas (0.2 a 6 gr), se seleccionaron las que pesaran entre 2 y 3 g. Se colocaron en arena sílica a temperatura ambiente de entre 20° y 25° C en el laboratorio de ecofisiología del crecimiento del Instituto de Ecología. A las 5 semanas se efectuó una cosecha inicial y las plántulas se transplantaron a cada uno de los tratamientos.

Para el llenado de las macetas se homogeneizó suelo de 3 a 5 recolecciones diferentes para cada sitio (bosque, encinar y pedregal), en el caso de sitios pedregosos, se tamizó con malla de 1 pulg. Posteriormente se esterilizó todo el suelo en horno a 100° C durante 24 horas. Para los tratamientos con micorriza se adicionó suelo sin esterilizar en proporción de 1:10. El suelo utilizado como inóculo fue del mismo sitio del tratamiento en cuestión, es decir, se utilizó suelo sin esterilizar de matorral para micorrizar el tratamiento de matorral, lo mismo para el bosque y el encinar.

Se realizó una cosecha inicial y 3 cosechas más a los 3, 6 y 12 meses para evaluar el crecimiento a través de la biomasa (peso seco) acumulada en cada uno de los órganos vegetales: raíz, tallo y hojas. Se utilizaron 7 plántulas por cosecha por tratamiento para el análisis de crecimiento y 3 plántulas más para observar la micorrización.

Experimento 2

En este experimento se evaluó el efecto del hongo *Sclerotium arcolatum* sobre el crecimiento de *Quercus rigosa* en suelo de bosque. Se utilizó esta especie ya que es un gasteromiceto con una gran cantidad de esporas que facilitó la inoculación. Así mismo es uno de los hongos más abundantes en el ecosistema por lo que su recolección fue fácil. También consideramos que, por su abundancia y presencia, tanto en la zona del encinar como del bosque maduro, es un hongo adaptado a diversas condiciones ecológicas.

Se tuvieron 2 tratamientos con y sin micorriza con 35 réplicas por tratamiento.

Las plántulas fueron germinadas de la misma forma que en el experimento anterior. El trasplante se realizó a las 10 semanas y el suelo fue esterilizado del mismo modo. La micorrización se obtuvo al introducir un homogeneizado de esporas, para lo cual se licuó el contenido de la gleba de 7 a 10 hongos con 50 ml de agua destilada, posteriormente se contó la concentración de esporas con una cámara de Neu-Bauer. Se inoculó con aproximadamente 3.5×10^7 esporas por maceta a los 15 días del trasplante, 14 y 24 días después se reinocularon las plántulas introduciendo aproximadamente 1.5×10^7 esporas por maceta.

Se realizó una cosecha inicial y 2 cosechas más a los 3 y 9 meses. Al igual que en el experimento anterior se utilizaron 7 réplicas por cosecha por tratamiento para el análisis de crecimiento y 3 plántulas más para observar la micorrización.

Experimento 3

En este experimento se evaluó el efecto del hongo *Sclerotium areolatum* sobre el crecimiento de *Quercus rugosa* en condiciones extremas de escasez de nutrimentos, ya que el experimento se llevó a cabo sobre arena sílica y los únicos nutrimentos existentes en el medio eran los del agua de riego.

Existieron 2 tratamientos con y sin micorrizas y las condiciones experimentales, el número de réplicas y la forma de inocular fueron iguales al experimento 2. La única variación fue la edad del transplante que fue a las 4 semanas. La fecha de las cosechas fue: inicial, a los 3, 6 y 9 meses.

Análisis de crecimiento

Para los análisis de crecimiento se realizaron cosechas destructivas a intervalos determinados. Se extrajeron las plantas del sustrato y se lavaron las raíces. Se separaron los órganos vegetales: raíz, tallo y hojas y se secaron en una estufa a 80^o C durante 48 horas. Posteriormente se pesaron en balanza analítica Fisher Scientific A-200 DS para las primeras cosechas y en balanza gravimétrica para las demás cosechas. Antes de secarse, las hojas se pasaron por un medidor de área foliar Licor Li-3000A.

Análisis clásico

Para el análisis clásico de crecimiento se evaluaron los siguientes variables (Causton y Venus, 1981) peso total (biomasa), área foliar (AF), tasa relativa de crecimiento (RGR), área foliar específica (SLA), proporción del área foliar (LAR), tasa de asimilación neta (NAR), proporción raíz/parte aérea (root/shoot) y proporción de peso foliar (LWR), peso radicular (RWR) y peso del tallo (SWR) con respecto a la biomasa total. A continuación se enlistan las fórmulas empleadas para cada variable:

Variable	Siglas	Fórmula	Unidades
biomasa o peso total	PT	$pf + ps + pr$	g
área foliar	AF	-	cm^2
tasa relativa de crecimiento	RGR	$\ln(pt2) - \ln(pt1) / t$	$g/g/t$
área foliar específica	SLA	af/pf	-
proporción del área foliar	LAR	af/pt	cm^2/g
tasa de asimilación neta	NAR	$\ln(af2) - \ln(af1) / (af2 - af1) \cdot (pt2 - pt1) / t$	$g/cm^2/t$
proporción raíz/parte aérea	Root/shoot	$pr/pt + pf$	-
proporción de raíz	RWR	pr/pt	-
proporción de hojas	LWR	pf/pt	-
proporción de tallo	SWR	ps/pt	-

pt=peso total, af=área foliar, pf=peso foliar,
pr=peso de raíces, ps=peso del tallo

Análisis funcional

El análisis funcional se realizó con el programa de cómputo "Functional Growth Analysis" de Hunt y Pearsons, (1994) el cual ajusta los datos a curvas polinomiales de diversos órdenes. Por este método se obtuvieron curvas para describir el cambio de los siguientes variables en el tiempo: tasa relativa de crecimiento (RGR), proporción del área foliar (LAR) y tasa de asimilación neta (NAR). Las fórmulas que utiliza este programa son las siguientes (Hunt, 1982)

Variable	Fórmula
RGR	$(1/P^T)dP^T/dT = f'_{-w}(T)$
LAR	$AF/P^T = (f'_{-w}) (\exp(f_{-w}(t)))$
NAR	$(1/pf) (dP^T/dT) = f'_{-w}(t) / \exp(f_{-w}(T) - f_{-w}(T))$

Análisis estadísticos

En los experimentos 2 y 3 que incluyen únicamente 2 tratamientos se realizaron pruebas de "t" para analizar las diferencias en las variables de crecimiento en el último periodo. Para comparar los resultados del experimento 1 se realizaron ANOVAS en cada variable al final del experimento (12 meses). Las variables se transformaron a log o ln para cumplir con los supuestos de homocedasticidad y distribución normal.

Para comparar las curvas de crecimiento obtenidas mediante el análisis funcional en los experimentos 1 y 3, se compararon los límites de confianza de las curvas, y si éstos no se sobreponían se consideraron como diferentes.

RESULTADOS

ESTADO DE LA MICOBIOTA ECTOTRÓFICA EN EL SITIO DE ESTUDIO

En total se recolectaron 18 especies de hongos reportados como micorrizógenos: 14 en la zona de bosque y 9 en la zona de encinar abierto, y ninguno en la zona de pedregal (ver tabla 3). El número de especies encontradas es muy bajo considerando que los bosques de encino se cuentan entre los ecosistemas con mayor diversidad fúngica (Waltling, 1974). De los hongos recolectados 5 son especies comunes a ambos sitios, 9 se encontraron sólo en el bosque y 4 fueron observados solamente en el encinar.

Encontramos que los géneros *Boletus* y *Russula* son los que presentan mayor diversidad de especies, aunque las especies con más individuos fueron *Scleroderma areolatum* y *Cantharellus cibarius*.

Los resultados referentes al porcentaje de colonización en campo también indican una importante reducción en la cantidad de hongos micorrizógenos. Encontramos un 54.4% de colonización en el Ajusco, valor muy inferior al 75.5% encontrado en nuestro bosque testigo del municipio de Huitzilac (ver tabla 4).

El estudio del potencial de inóculo de los suelos se resume en la tabla 5. Ahí observamos que el bosque presenta el mayor porcentaje de colonización (39.62%). La prueba de Tukey HDS de este bioensayo muestra que no hay diferencias significativas entre

el potencial de inóculo del bosque y del matorral bajo encino (30.26%), aunque sí las hay entre estos dos sitios por un lado, y el encinar y el matorral por el otro. Observamos varianzas muy grandes, sobre todo en el suelo de matorral, lo que indica una gran variabilidad en los potenciales de inóculo de suelos tomados del mismo sitio.

Tabla 3: listado de especies y/o grupos de hongos encontrados en los diferentes sitios de la reserva

GÉNERO	ESPECIE O GRUPO	SITIO DE COLECTA			FECHAS DE COLECTA
		BOSQUE	ENCLINAR	MATORRAL	
<i>Amantia</i>	<i>viridis</i>	X			5-09
<i>Astraeus</i>	<i>hygroetricus</i>		X		16-08
<i>Boletus</i>	Sec. Subiomentosi				30-08
	Subsec Versicolores	X			
	cf. Sec. subprunosi	X			2-08
	sp	X			15-07
	<i>rubellus</i>	X			8-08
<i>Cantharellus</i>	<i>rubarius</i>	X	X		7-09 23-09
<i>Cyrtoporus</i>	<i>castaneus</i>		X		26-07 8-08 16-08
<i>Hygrophorus</i>	<i>aff. sarthidus</i>	X	X		16-08 23-09
<i>Inocybe</i>	<i>cf. tarda</i>	X			30-08 19-08
<i>Laccaria</i>	<i>bicolor</i>	X	X		8-08 23-09
<i>Lactarius</i>	subgen. Russularia cf. Secc. Russularia	X			8-08
<i>Russula</i>	Sec. Insidiosae		X		26-07
	Sec. Insidiosae o Polychrome		X		16-09
	Sec. Ingratae	X	X		16-08
	Subsec. Pectinatene				
	Sec. Heterophyllae	X			2-08
	Sec. Viridantes	X			23-09
	Subsec. Xerampelinae				
<i>Scleroderma</i>	<i>areolatum</i>	X	X		15-07, 28-07 2-08 y 8-08
No total de especies	18	14	9	0	
Especies encontradas sólo en ese sitio		14	9	0	
Especies comunes	5				

Tabla 4: Porcentajes de colonización micorrizica de raíces de encino en bosques de la Reserva del Ajusco y del municipio de Huitzilac

	Ajusco	Huitzilac
muestra 1	61.5	70.0
muestra 2	52.4	67.8
muestra 3	51.0	73.2
muestra 4	72.2	86.9
muestra 5	48.3	79.6
muestra 6	40.7	----
muestra 7	54.7	----
media	54.4	75.5

Diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Mann-Whitney con $p \leq 0.02$

Tabla 5: Potencial de inóculo de diversos suelos de la reserva. Los números indican los porcentajes de colonización de encinos crecidos sobre esos suelos

muestra	bosque	encinar	matorral	matorral bajo encino
m1	33.5	11.5	0	39
m2	38.2	9.9	7.8	36.1
m3	38	20.4	15.1	30.1
m4	54.4	10.3	29.2	22.4
m5	34	9.4	8.6	23.7
media *	39.62 a	12.30 b	12.14 b	30.26 a
d.s.**	8.55	4.59	10.94	7.34

* Diferencias significativas cuando menos en una muestra de acuerdo a la prueba de Kruskal-Wallis con $p \leq 0.01$. Letras iguales en las media indican que no hay diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Tukey HSD.

** d.s. = desviación estandard

EFFECTO DE LA MICORRIZACIÓN EN EL CRECIMIENTO DE *Quercus rugosa*

Experimento 1: Efecto de la micorrización con suelo como inóculo sobre el crecimiento de *Quercus rugosa* en suelos de encinar, matorral y bosque

Efectos debidos a la presencia/ausencia de micorrizas

Los análisis de varianza aplicados a los datos después de 12 meses de crecimiento, indican que existe un incremento, tanto en la biomasa total como en el área foliar, debido a la presencia de micorrizas (ver tabla 6) Estas diferencias no son atribuibles al tipo de suelo, ni a una combinación específica suelo-micorriza. Es decir, la micorriza en su conjunto incrementa la acumulación de biomasa, independientemente del tipo de suelo o del tipo de micorrizas presentes. Sin embargo, mediante el análisis funcional de crecimiento (ver gráficas 1-3) observamos que estas tendencias no son constantes a lo largo del experimento. En los tres suelos, hay una mayor cantidad de biomasa en los tratamientos sin micorrizas a los 3 meses (septiembre) en el bosque y a los 6 meses (diciembre) en matorral y encinar.

La tasa relativa de crecimiento (RGR), así como los dos componentes principales que la explican: la tasa de asimilación neta (NAR) y la proporción de área foliar (LAR), se modifican por el efecto de las micorrizas. Sin embargo, estas variables también sufren cambios debido al tipo de suelo y a la interacción entre estos dos factores. En el último periodo (de diciembre de 1995 a junio de 1996) la RGR, la NAR y la LAR son más altas en el tratamiento con micorrizas (ver tabla 6). Observamos que tanto en el encinar como en el matorral, los tratamientos con micorrizas incrementan los valores de RGR, mientras que en

el bosque se mantienen constantes. En todos los casos, los tratamientos sin micorrizas decaen (gráficas 4-6). La tasa de asimilación neta (NAR) muestra tendencias muy similares (gráficas 7-9). Este parámetro nos explica mejor los cambios en RGR que LAR (gráficas 13-15). En el área foliar también encontramos diferencias entre los tratamientos en todos los suelos (gráficas 10-12).

Así mismo, la micorrización provoca algunos cambios en la asignación de biomasa y en la morfología foliar (ver tabla 6). El hongo simbionte ocasiona incrementos en la proporción de área foliar (LAR) y en el área foliar específica (SLA), es decir las hojas aumentan su área de captación de luz, aunque, no se modifica la biomasa asignada a ellas (LWR), por lo que se vuelven más delgadas. También existe un aumento en el peso seco de la raíz (RWR), y una disminución en lo asignado al tallo, por lo que la relación raíz/parte aérea no se modifica.

Efectos debidos al tipo de suelo

El tipo de suelo en el que crecieron las plántulas no modifica significativamente la biomasa total ni el área foliar adquirida después de 12 meses de crecimiento (tabla 6). Sin embargo, el tipo de sustrato sí modifica la tasa relativa de crecimiento, la tasa de asimilación neta y la proporción de área foliar del último periodo de crecimiento (del mes 6 al 12, es decir de diciembre de '95 a junio de '96). En este periodo, las plántulas en los tratamientos con suelos de encinar y de matorral crecen con mayor velocidad que el bosque. Aunque esta tendencia no se mantiene a lo largo del experimento, pues la biomasa final no cambia por el tipo de suelo (ver gráficas 1-3). Como ya analizamos anteriormente en el bosque, y

especialmente en el bosque con micorrizas, existe una velocidad de crecimiento constante que le permite adquirir más biomasa en comparación con otros tratamientos que reducen su tasa de crecimiento para luego acelerarla

La proporción de biomasa asignada hacia raíz o parte aérea también se modifica por el sustrato de crecimiento, encontrándose diferencias entre el bosque y el encinar (tabla 6) Lo mismo sucede con la biomasa asignada a hojas. Encontramos que en el bosque se transfiere más energía hacia la raíz en comparación con el encinar, por el contrario, la asignación a hojas (LWR) y la razón de área foliar (LAR) son mayores en encinar y menores en el bosque

Tabla 6. Valor de significancia para los diferentes parámetros a los 12 meses de inoculadas las plantas. Se dan las medias en los casos en donde existen diferencias significativas con $p < 0.05$

Parámetro*	Valor de significancia ***			Media de los tratamientos con dif. sig				
	diferencias debidas a			micorriza		tipo de suelo		
	suelo	micorri za	suelo x micorri	con	sin	bosque**	matorral	encinar
Peso Seco	1960	.0045	2167	4 459	2 524	-----	-----	-----
Area Foliar	0676	.0003	5133	151 7	80 08	-----	-----	-----
TRC (RGR)	.0050	.0000	.0035	1880	0602	1107a	1377b	1297b
TAN (NAR)	.0446	.0000	.0019	0054	0019	0035a	0041b	0034a
PAF (LAR)	.0169	.0028	4678	43 85	32 64	33 22a	36 33ab	45 18b
AFE (SLA)	4100	.0000	5100	97 01	69 17	-----	-----	-----
Raiz/p aérea (root/shoot)	.0038	1900	1700	-----	-----	6828a	5462ab	377b
PPR (RWR)	1830	.0000	6720	3504	3145	-----	-----	-----
PPF (LWR)	.0160	5800	7800	-----	-----	4208a	4396ab	520b
PPT (SWR)	7300	.0000		1974	2168	-----	-----	-----

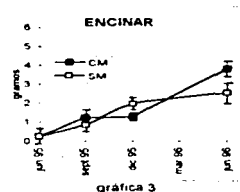
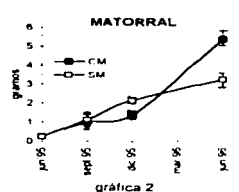
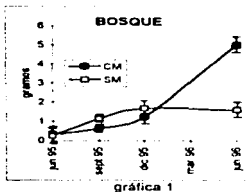
*TRC= tasa relativa de crecimiento, TAN= Tasa de asimilación neta, PAF= proporción de área foliar, AFE= área foliar específica, PPR= proporción de peso de la raíz, PPF= proporción de peso foliar, PPT= proporción de peso del tallo. Las letras entre paréntesis significan las siglas en inglés.

** letras diferentes en un mismo renglón indican diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Tukey HSD

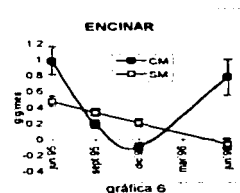
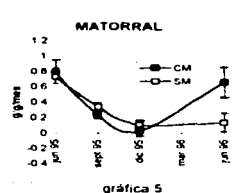
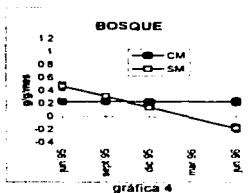
*** Los grados de libertad son: para las diferencias debidas al tipo de suelo $gl=2$; para las diferencias debidas a la micorrización $gl=1$ y para la interacción suelo x micorrizas $gl=2$.

gráficas 1-6: Biomasa y Tasa relativa de crecimiento (RGR) para plántulas crecidas en suelo de bosque, matorral y encinar. Las gráficas fueron obtenidas mediante un análisis funcional de Hunt y Pearson (1994). Las barras verticales indican el error estándar

B I O M A S A

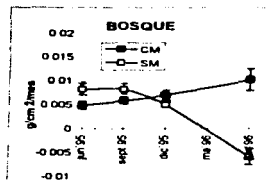


TASA RELATIVA DE CRECIMIENTO (RGR)

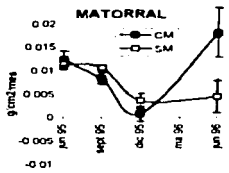


gráficas 7-9: Tasa de asimilación neta para plántulas crecidas en suelo de bosque, matorral y encinar. Las gráficas fueron obtenidas mediante un análisis funcional de Hunt y Pearson (1994). Las barras verticales indican el error estándar.

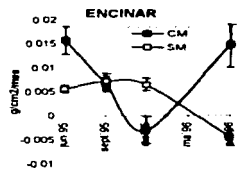
TASA DE ASIMILACIÓN NETA (NAR)



gráfica 7



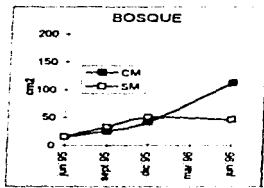
gráfica 8



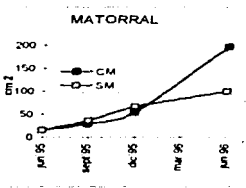
gráfica 9

Gráficas 10-15: Área foliar y Proporción de área foliar para plántulas crecidas en suelo de bosque, matorral y encinar. Las gráficas fueron obtenidas mediante un análisis funcional de Hunt y Pearson, 1994. Las barras verticales indican el error estándar

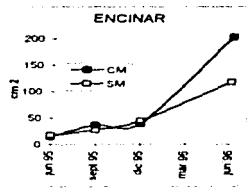
ÁREA FOLIAR



gráfica 10

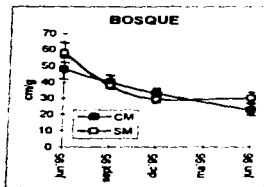


gráfica 11

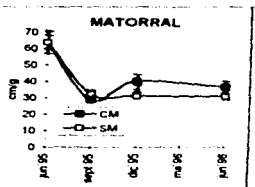


gráfica 12

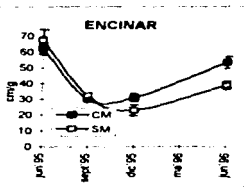
PROPORCIÓN DE ÁREA FOLIAR (LAR)



gráfica 13



gráfica 14



gráfica 15

Efectos debidos a la interacción suelo-micorrizas

La tasa relativa de crecimiento (RGR) y la tasa de asimilación neta (NAR) son las variables más sensibles en el experimento ya que se modifican tanto por la micorrización como por el tipo de suelo, así como por la interacción entre estos dos factores. En la tabla 7 podemos ver los tratamientos con diferencias significativas. En los suelos de bosque y matorral, hay diferencias entre tratamientos con y sin micorrizas, siendo siempre mayor el tratamiento con micorrizas. Los tratamientos sin micorrizas no presentan diferencias entre ellos. Entre los tratamientos con micorrizas hay diferencias entre bosque y matorral, y entre bosque y encinar, pero no entre matorral y encinar.

Tabla 7. Medias y valores ajustados para RGR y NAR para los 6 tratamientos, con diferencias significativas debidas a la interacción en el último periodo de crecimiento. Letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey HDS a $p = 0.05$.

Tratamiento	RGR promedio*	RGR ajustado**	NAR (promedio)*	NAR ajustado**
Bosque con m	0.1957 a	0.2290	0.0062 a	0.0102
Bosque sin m	0.0257 b	-0.1766	0.0008 b	-0.0059
Matorral con m	0.2113 c	0.6575	0.0061 c	0.0180
Matorral sin m	0.0641 b	0.1342	0.0021 b	0.0044
Encinar con m	0.1686 bc	0.7854	0.0040 bc	0.0147
Encinar sin m	0.0908 b	-0.0596	0.0028 bc	-0.0044

*valores obtenidos mediante un análisis clásico de crecimiento

**valores obtenidos mediante un análisis funcional de crecimiento

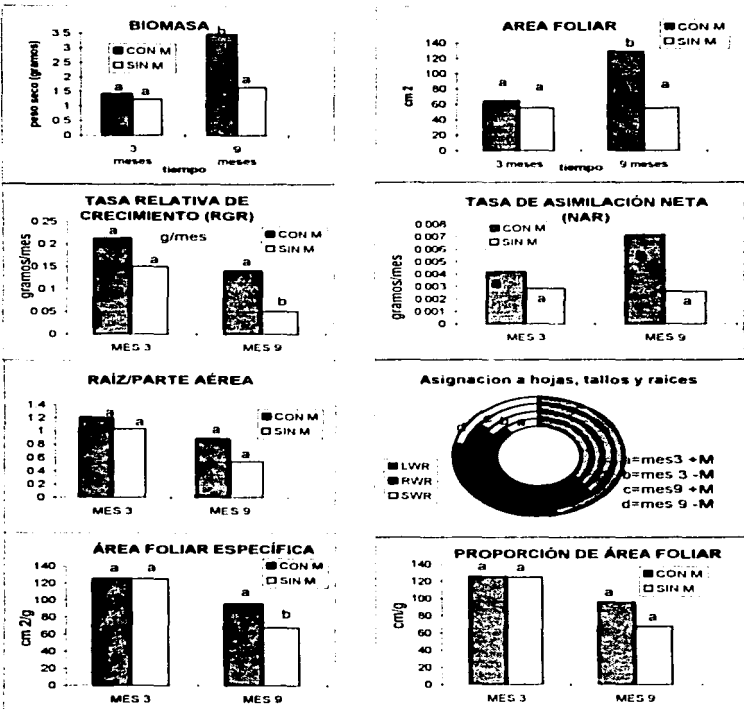
Experimento 2: Efecto de la micorrización con esporas de *Sclerotoderma areolatum* sobre el crecimiento de *Quercus rugosa* en suelo de bosque

La presencia de *Sclerotoderma areolatum* incrementó significativamente el crecimiento de las plántulas de *Quercus rugosa* (ver gráficas 16-23 y tabla 8), pero este incremento es significativo hasta el noveno mes (junio) después de inoculadas las planta, es decir a principios del segundo periodo de crecimiento. Observamos diferencias en biomasa, área foliar, tasa relativa de crecimiento, tasa de asimilación neta y área foliar específica. Sin embargo, el crecimiento diferencial no afectó la asignación de biomasa de raíz /parte aérea, aunque si incrementó de manera significativa la asignación hacia tallo y hacia raíz. En la asignación hacia las hojas no hubo diferencias significativas, aunque si las hubo en la morfología foliar, ya que las plántulas con micorrizas tuvieron hojas con mayor área con respecto al peso (SLA)

Tabla 8: Pruebas de "T" para detectar diferencias significativas entre los tratamientos con y sin micorrizas en la última cosecha realizada después de 9 meses de la inoculación con esporas de *Sclerotoderma areolatum*

Variable	Mediana con micorrizas	Mediana sin micorrizas	p (prueba de dos colas)
Biomasa (g)	3.469	1.653	0.0184
Área foliar (cm ²)	129.13	54.73	0.0049
RGR (g/g/mes)	0.1403	-0.4763	0.0000
NAR (g/cm ² /mes)	0.0071	0.0026	0.0029
LAR (cm ² /g)	37.17	32.19	0.4635
SLA (cm ² /g)	96.16	67.90	0.0040
LWR	0.3796	0.4668	0.1920
RWR	0.4636	0.3156	0.0442
SWR	0.1568	0.02175	0.0015
ROOT/SHOOT	0.8852	0.5401	0.0876

Gráficas 16-23: Crecimiento de *Quercus rigosa* en suelo de bosque con y sin *Scleroderma arcolatum*. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos a un mismo tiempo, de acuerdo con la prueba de "T de Student" con $p \leq 05$



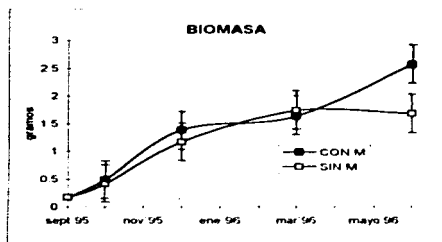
Experimento 3: Efecto de la micorrización con esporas de *Sclerotium arcolatum* sobre el crecimiento de *Quercus rugosa* en arena como sustrato

Los resultados de este experimento muestran que, aún en sustratos extremadamente pobres, la micorriza formada por *Sclerotium arcolatum* es capaz de incrementar el crecimiento. Al igual que en el experimento anterior, el efecto empieza a notarse a los 9 meses, es decir en el mes de junio (ver gráficas 24-28) y no hay un periodo en donde la micorriza reduzca el crecimiento. En este caso no se modifica significativamente ninguna de las variables de asignación de biomasa ni la proporción de área foliar (ver tabla 9) que muchos autores consideran como el principal factor que explica los cambios en RGR (Lambers y Porter, 1992). Al igual que en el experimento anterior NAR nos explica mejor los cambios en RGR. Encontramos diferencias significativas en biomasa, tasa relativa de crecimiento, tasa de asimilación neta y área foliar total

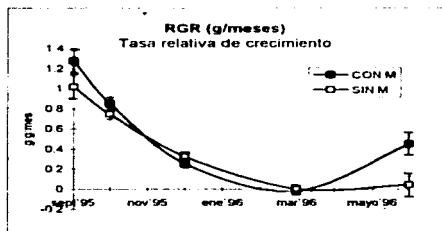
Tabla 9. Pruebas de "t" para analizar las diferencias en los siguientes parámetros a los nueve meses de aplicar el tratamiento

Variable	Media con micorrizas	Media sin micorrizas	p (de dos colas)
Biomasa	2.5597	1.1677	.0035
Área foliar	98.6127	50.9732	.0005
RGR	4264	0709	.0002
NAR	0075	.0007	.0012
LAR	41.48	30.86	0678
SLA	89.37	75.66	0541
ROOT/SHOOT	0.6597	0.7924	2465
SWR	0.1915	0.1561	.1178
RWR	0.3869	0.4382	2123
LWR	0.4215	0.4058	.5817

Gráficos 24-25: Crecimiento de *Quercus rugos* en arena. Las gráficas fueron obtenidas de un mediante un análisis funcional de Hunt y Pearson (1994). Las barras verticales indican el error estandar.

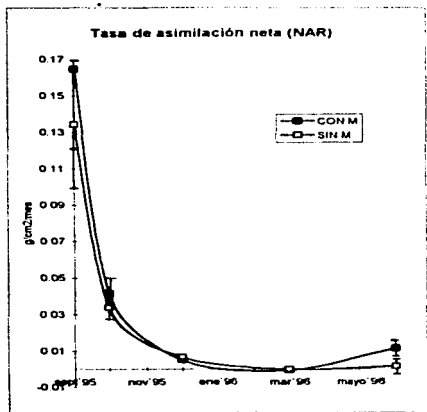


gráfica 24

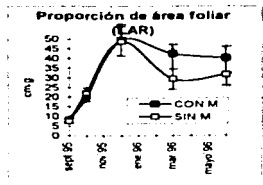


gráfica 25

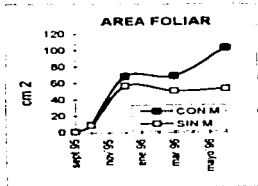
Gráficas 26-28: Crecimiento de *Quercus rugos* en arena. Las gráficas fueron obtenidas de un mediante un análisis funcional de Hunt y Pearson (1994). Las barras verticales indican el error estándar.



gráfica 26



gráfica 27



gráfica 28

DISCUSIÓN

REDUCCIÓN EN LA MICBIOTA ECTOTRÓFICA

En el bosque de encino estudiado existe una muy baja diversidad de hongos ectomicorrizógenos. Esto lo observamos tanto en la cantidad de cuerpos fructíferos producidos (18 especies registradas durante toda la temporada de lluvias), como en los porcentajes de raíces colonizadas por los hongos (54.4%). Es difícil hacer comparaciones entre éste y otros estudios, ya que rara vez se reporta la extensión del área muestreada o el número de visitas al sitio, sin embargo, los datos de la diversidad presentes en otros bosques nos pueden dar una idea de la baja cantidad de hongos que se presenta en este bosque. Por ejemplo, en un bosque de encino, Garza (1986) lista 53 especies de hongos ectomicorrizógenos de tan solo una localidad (Cañón del Diente del municipio de Monterrey en Nuevo León). En muchos bosques europeos, se ha documentado una reducción en el número de especies simbiotes por ejemplo, en un bosque de *Quercus robur* de Holanda se contaban 37 especies simbiotes por 1000 m² en 1972, mientras que en 1988, sólo se encontraban 12 especies (Arnolds, 1991).

A pesar de que cada bosque tiene sus propias especies indicadoras de contaminación, todos los hongos que encontramos en el Ajusco coinciden con los que Arnolds (1991) reporta como "resistentes a contaminantes atmosféricos", excepto *Cantharellus cibarius*

que es considerado como "sensible" pues, en algunos bosques holandeses, es de los primeros en desaparecer ante cualquier tipo de perturbación (Fellner, 1989; Arnolds, 1991). Es posible que este hongo sea un ecotipo resistente a perturbaciones. Incluso puede tratarse de una especie diferente a la que se encuentra en Europa, ya que este género ha sido poco estudiado en México.

Cada bosque tiene sus propias especies indicadoras de deterioro. Sin embargo, para este sitio no contamos con listados de la micobiota para comparar las especies presentes antes de que se experimentaran los altos niveles de contaminación actuales

En general se puede considerar que un bosque sano tendría porcentajes de colonización entre el 80% y 100% (Causin *et al.*, 1996, Jansen, 1991) Newton y Pigott (1991a), por ejemplo, reportan porcentajes de colonización en campo del 80% para plántulas de *Quercus robur* a las 15 semanas de edad. Además, estos autores encontraron 34 tipos morfológicos, que posiblemente correspondan a un mayor número de cuerpos fructíferos, ya que se ha reportado que en muchas ocasiones un tipo de micorriza está formado por dos o hasta tres especies de hongos (Brand, 1992). En bosques de encino sanos se ha encontrado una mayor diversidad de tipos morfológicos de micorriza con respecto a otros bosques, como lo reporta Newton (1991), lo que corresponde con la mayor diversidad de cuerpos fructíferos reportados para estos ecosistemas

La reducción en la micobiota ectotrófica sugiere una afectación en el estado nutricional de las plantas lo que pudiera favorecer la presencia de plagas y enfermedades (Dushesne, 1994; Shafer y Shoerenberger, 1994). Estos efectos empiezan a notarse en el

bosque, puesto que se observa una gran cantidad de árboles con ramas totalmente secas, sin embargo no se han hecho estudios que evalúen las enfermedades de los encinos en este sitio.

A juzgar por los datos obtenidos en este trabajo y de acuerdo con las caracterizaciones de Fellner (1989) y Arnolds (1991), este bosque se encontraría en un grado muy severo de deterioro: en el grado 2 de acuerdo con Fellner (1989) y en el grado 3.1 de acuerdo con Arnolds (1991)(ver pags 25-26).

La reducción en la diversidad y abundancia de las poblaciones ectomicorizógenas puede deberse a factores que incidan directamente sobre sus poblaciones, como recolección de sus cuerpos fructíferos, presencia de sustancias tóxicas en el suelo, aumento de la hojarasca por la reducción de organismos desintegradores, cambios de pH del suelo, clima, fenología u otros factores.

Por otro lado, los agentes que causan una reducción en la tasa fotosintética de los encinos, es decir, las perturbaciones que sufre el elemento arbóreo, también afectan a las poblaciones de hongos micorizógenos, debido a la naturaleza de la interacción simbiótica (Shafer y Shoeneberger, 1994, Arnolds, 1991)

En el caso particular de este sitio, podemos mencionar a varios factores que pueden estar causando deterioro como la tala de árboles para obtener leña que han llevado a cabo los habitantes de los poblados cercanos a este sitio. El ejido de San Andrés Totoltepec se ha abastecido de este bosque desde épocas remotas y hasta antes de 1989, cuando se decretó la reserva. Además los pobladores de estos sitios probablemente recolectaban hongos para su consumo, lo que pudo haber causado la reducción y/o extinción de ciertas especies, aunque esto explicaría sólo la disminución de los hongos comestibles y no de todas las especies.

como en realidad ocurre. Otro factor importante puede ser el tránsito de la gente, ya que dentro del bosque existen una gran cantidad de veredas y caminos que aún se transitan, aunque con poca afluencia. Estas veredas pueden estar seccionando el bosque e impidiendo la adecuada fructificación de las especies fúngicas. Otro factor de importancia puede ser el tamaño del bosque, ya que éste abarca únicamente unas 20 Ha, lo que ocasiona que el efecto de borde sea muy grande.

Sin embargo, consideramos que el agente más importante de perturbación es la contaminación atmosférica. Ésta se genera en la ciudad de México y se dispersa hacia el Ajusco por los vientos dominantes. Comprende un conjunto de elementos como óxidos de nitrógeno y azufre, y sus derivados: ácidos sulfúricos y nítricos, ozono y metales pesados como el plomo y el zinc. Los datos de las unidades de monitoreo de la contaminación atmosférica de 1991 a 1994 indican que en todos los meses los máximos mensuales rebasaron las normas ambientales (ver figura 2 en pag 35-36)

El contaminante que más se excede sobre la norma ambiental es el ozono. Entre 1991 y 1994 se presentó con niveles máximos mensuales de 0.25 ppm (250 puntos IMECAS) y ha llegado a concentraciones de 0.40 ppm (400 IMECAS) (figura 2). Smith (1990) resume datos de diferentes autores y concluye que en términos generales las angiospermas presentan signos de afectación al someterse durante unas cuantas horas a concentraciones de ozono 0.20 y 0.30 ppm. Para las coníferas se han reportado daños con dosis de 0.10 ppm durante largos periodos de exposición.

De Bauer y Krupa (1990) consideran que este contaminante es la sustancia de origen antropogénico que más afecta a la vegetación del Valle de México. De Bauer y Krupa

(1990), De Bauer, *et al.* (1985), De Bauer y Alvarado (1991) y Hernández y Nieto (1996) reportan signos de afectación por este contaminante como el bandeado y moteado clorótico en algunas especies de pino y oyamel del Ajusco y Desierto de los Leones. Sin embargo, en los encinos no han sido reportados daños evidentes típicos del efecto del ozono. Esto puede deberse a que el género presenta tasas muy bajas de respiración y fotosíntesis, lo que lo hace menos sensible a este contaminante (Shafer y Heagle, 1989). Sin embargo, el bosque estudiado pudiera estar presentando otras alteraciones como reducciones en las tasas de crecimiento o reducciones en la asignación hacia raíces, que son uno de los efectos de este contaminante (Shafer y Shoenerberg, 1994).

Asimismo, consideramos que el ozono presente en la ciudad de México puede ser uno de los principales factores responsables de las reducciones en la micobiota ectotrófica del bosque de encino estudiado. Varios autores (Simmons y Kelly, 1989; Reich, *et al.*, 1985 y Shafer y Shoenerberg, 1994) han documentado que antes de que se presenten daños en los árboles, se manifiestan alteraciones en la micobiota asociada a las raíces. Reich, *et al.* (1986) sometieron a plántulas de *Quercus rubra* a exposiciones diarias en dosis de 0.02 y 0.1 ppm durante dos semanas. No observaron efectos sobre el encino, pero reportan reducciones significativas sobre los porcentajes de colonización micorrizica. La afectación en las poblaciones fúngicas micorrizógenas posiblemente se deba a alteraciones en la capacidad fotosintética de sus parejas simbióticas y a cambios en la asignación de carbono hacia diferentes partes de la planta, básicamente una reducción hacia la raíz (Shafer y Schoenerberger, 1994).

El efecto del nitrógeno puede ser muy importante pues su presencia en abundancia reduce la cantidad de micorrizas como lo han documentado muchos autores (Arnebrant y Söderström, 1992; Newton, 1990; Rudawska, 1986). Newton (1990) reporta que la fertilización con N reduce en un 20%, tanto la diversidad de hongos en la raíz, como el porcentaje de raíz colonizada en plántulas de encino (*Quercus robur*). Este efecto fertilizante puede ser similar a los aportes recibidos por efecto de la contaminación atmosférica principalmente en forma de nitritos, nitratos y ácido nítrico. Las concentraciones de amonio encontrados en este bosque son comparables con los encontrados en un bosque cercano a actividades agrícolas en donde se incorporan grandes cantidades de con abono orgánico (gallinaza) y en donde se han documentado reducciones en la micorrización (Roelofs, *et al.*, 1985). Sin embargo es difícil hacer comparaciones sobre el efecto de este elemento sobre los hongos micorrizógenos, ya que las características del suelo son distintas, sobre todo las del pH. En otro estudio Rudawska (1986) adiciona de 10 a 100 ppm de N en forma de amonio, nitrato y urea a plántulas de *Pinus sylvestris*. Reporta que, aún con 20 ppm se observa una disminución en la formación de ectomicorrizas en las raíces después de 6 meses de crecimiento. Los suelos estudiados contienen entre 9 y 20 ppm de NH_4 y entre 25 y 65 ppm de NO_3 (ver tabla 3 en pags 35-36) por lo que estos compuestos pudiera estar afectando las poblaciones fúngicas micorrizógenas del sitio.

La lluvia ácida tiene múltiples efectos sobre los bosques. Por una parte la acidez puede llegar a deteriorar directamente el tejido vegetal, causando una disminución en la tasa fotosintética, y como consecuencia, se podría reducir la energía transferida al elemento

fúngico. Además la modificación del pH del suelo elimina a muchos de los microorganismos más sensibles a estos cambios, entre ellos muchas especies de hongos.

Al analizar el pH de los sitios estudiados en el parque ecológico, observamos una acidez moderada en el bosque (de 5.6 a 5.7), intermedia en el encinar (4.6 a 5.2) y más ácida en el matorral (4.5 a 5) (ver tabla 3 en pag. 33). La acidez moderada en el bosque coincide con lo que Rzendowski (1981) reporta como típico de la mayoría de los bosques de encino de la república: considera pH's de 5.5 a 6.5 para estos ecosistemas.

La mayor acidez de este sitio coincide con una menor cantidad de materia orgánica y por consiguiente con una menor capacidad de amortiguamiento. Sin embargo, el pH de un suelo está determinado por múltiples factores como: sustrato geológico, intemperismo, lixiviación, tipo de vegetación presente, usos del suelo, tasas de descomposición de materia orgánica, pH de la lluvia, etc. (Pritchett, 1986). Por ello, y por la falta de registros previos, no podemos asegurar que la lluvia ácida haya modificando el pH observado en los suelos.

De cualquier forma pensamos que la acidez del suelo puede ser un factor que limite el establecimiento de algunos hongos en ciertas zonas, por ejemplo encontramos 9 especies únicamente en el bosque y 4 solamente en encinar. Además encontramos una diversidad decreciente entre el bosque -con 14 especies-, el encinar -con 9 especies- y el matorral, en donde no encontramos especies micorrizógenas. Algunos autores (Dighton, et al., 1986, Danielson y Visser, 1989 y Stroo y Alexander, 1985) han reportado una disminución de hongos simbioses al disminuir el pH de la lluvia ácida o del suelo. Danielson y Visser (1989) acidifican un suelo de bosque de pino hasta lograr pH's de entre 1.6 y 5.2. Observan que al reducirse el pH, también lo hace la diversidad de hongos asociados a las raíces. Sin

embargo, no pensamos que el pH del suelo sea el único factor limitante para el establecimiento de los hongos en los sitios de matorral y encinar, aunque si puede ser un factor condyuvante junto con otras características edáficas como son el poco desarrollo del suelo y la menor disponibilidad de agua, entre otros factores

Por otra parte, la acidificación del suelo facilita la lixiviación de Ca y la solubilización elementos tóxicos como el aluminio y metales pesados. El daño que los metales pesados ocasionan en el bosque es muy severo, ya que son elementos tóxicos para las plantas que pueden causar necrosis en la raíz y reducir significativamente la colonización micorrizica (Wilkins, 1991). Los datos preliminares de la concentración de metales pesados en el suelo de este bosque indican que el zinc se presenta en niveles dos veces superiores a la norma ambiental (Quiróz, comunicación personal) por lo que también pudieran ser un factor importante en la reducción de la micobiota ectotrófica observada en este bosque

POTENCIALES DE INÓCULO DE LOS SUELOS

Los potenciales de inóculo de los suelos son bajos en todos los sitios de la reserva, van del 12.1 al 39.6% y corresponden con la poca cantidad de cuerpos fructíferos y bajos porcentajes de colonización en campo Parke *et al.*, (1984) reportan porcentajes de colonización en bioensayos con suelo tamizado de entre 80 y 100% para bosques de *Pinus* y *Pseudotsuga* sin perturbar. En sitios talados y quemados, en donde no ha habido regeneración natural, los potenciales de inóculo son de entre 20 y 60% de micorrización. Sin embargo, hay que considerar que lo importante es la eficiencia de los hongos y no sólo su

extensión en la raíz, por lo que aún porcentajes de colonización bajos pudieran proporcionar un beneficio a las plantas (Parke, *et al.*, 1984). Por ello, no se puede concluir que sea la falta de inóculo lo que limite la repoblación de árboles.

No existe diferencia significativa entre los potenciales de inóculo del bosque y del suelo de matorral tomado bajo los encinos. Por ello, consideramos que los propágulos en el matorral pudieran ser suficientes para la micorrización de las plántulas que se fueran a establecer en ese sitio. Estos sitios pueden ser vistos como centros de colonización del encinar, ya que los encinos están funcionando como fuentes de inóculo micorrizico, además de ser sitios de acumulación y formación de suelo

Los suelos con menor potencial micorrizico son los de encinar y de matorral que no se encontraban directamente bajo un encino. Esto se debe probablemente a que en ambos sitios el suelo es extremadamente pedregoso, lo que impide la propagación de una adecuada red de hifas y propicia la infiltración de las esporas al subsuelo. En estos sitios, probablemente la propagación micorrizica se lleve a cabo directamente a través del contacto entre raíces. Esto ocurriría especialmente en el encinar, en donde la densidad de encinos es más alta y hemos observado un repoblamiento natural

También existen otros factores que pueden estar limitando el potencial de inóculo de los suelos como son una baja colonización de las raíces de esos sitios o una reducción en la producción de cuerpos fructíferos. Así mismo, pueden existir factores edáficos como pH, relación C/N o presencia de sustancias químicas tóxicas. Estos factores edáficos pudieran limitar la germinación de las esporas o el desarrollo de una adecuada red de hifas, sea por su

efecto directo sobre las poblaciones micorrizógenas, o actuando sobre otras poblaciones de bacterias y hongos que son parte de la micorrizósfera.

En todos los suelos, pero especialmente en el matorral, encontramos varianzas muy altas, lo que indica una gran heterogeneidad en la cantidad de propágulos dentro de los suelos de un mismo sitio. Este hecho corresponde con la heterogeneidad observada en la estructura del suelo. En el matorral, por ejemplo, existen micrositos de acumulación de materia orgánica, de presencia de raíces y de mayor formación de suelo, en contraste con sitios en donde predomina la arena y/o roca volcánica.

MICORRIZACIÓN Y SUS EFECTOS EN CRECIMIENTO

En los tres experimentos realizados observamos que los 6 meses de inoculadas las plántulas (en diciembre para el experimento 1 y en marzo para los experimentos 2 y 3) la colonización se encuentra en una etapa muy incipiente. Únicamente observamos micelio septado, pero aún no hay estructuras diferenciables de la micorriza como manto o red de Hartig. Éstas las encontramos hasta el mes de junio (9 y 12 meses de crecimiento). Otros autores han reportado una micorrización más rápida para plántulas de encino. Newton (1990) encuentra colonización micorrizica en *Quercus rubra* a las 4 semanas de crecimiento en suelo de bosque. Daughtridge *et al.* (1986) inocula plántulas de *Q. velutina* con micelio de *Pisolithus tinctorius* y *Suillus luteus* y encuentra colonización abundante a los 4 meses.

Las diferencias en el periodo de colonización y, como consecuencia, el inicio de los efectos sobre el crecimiento entre éste y otros estudios puede deberse al efecto de las

condiciones ambientales sobre cada uno de los simbioses. Las características del suelo y la alta contaminación atmosférica pudieron determinar reducciones en las tasas fotosintéticas, en las velocidades de crecimiento de las plántulas, así como cambios en la asignación de biomasa (Schütt y Cowling, 1985). Por lo tanto, pudiera haber reducciones en el fotosintato transferido al hongo, lo que determinaría una lenta colonización. Por otra parte, la afectación que ha sufrido la microbiota también puede influir la lenta colonización y en el postergamiento de los efectos en crecimiento. En el caso de inóculo de suelo, encontramos una reducción en los propágulos fúngicos y en el caso del inóculo esporal, es posible que las esporas de esta especie tengan poca viabilidad por efecto de la contaminación atmosférica, como ha sido reportado para otros hongos (Smith, 1990)

El efecto positivo de las micorrizas se hace notorio hasta junio, cuando comienza el segundo periodo húmedo (a los 12 meses en el experimento 1 y a los 9 en los experimentos 2 y 3). Daughtridge *et al.* (1986) encontraron incrementos en el crecimiento de *Quercus vellutana* las 10 semanas, 6 semanas antes de observar colonización micorrizica. Sin embargo, en esta tesis, no sólo no se encontraron incrementos en el crecimiento antes de la formación de la micorriza, sino que se documenta un detrimento en el crecimiento vegetal. Este efecto negativo de la micorrización coincide con el periodo de establecimiento de los hongos en la raíz. En el experimento 1, donde se utilizó suelo como inóculo, observamos que entre junio y diciembre, hay un periodo de menor crecimiento y menor acumulación de biomasa en los tratamientos con micorrizas. Esto puede deberse a que los hongos se están estableciendo. En este periodo simbiote requiere de los carbohidratos que le proporcione su

pareja, aunque aún no sea capaz de transferirle suficientes recursos a la planta que compensen la inversión energética del vegetal.

En los experimentos con inóculo esporal no observamos un período en donde la micorriza limite el crecimiento, ni siquiera en la arena, sustrato extremadamente pobre en nutrientes. Esto puede deberse a que *S. arcelatum* sea un hongo con bajos requerimientos de energía y altamente eficiente en la captación y transporte de nutrientes, pues incluso en la arena fue capaz de provocar incrementos en crecimiento. Sin embargo, los efectos positivos de la inoculación se dan más o menos al mismo tiempo en los tres experimentos, es decir después de los 6 meses, entre marzo y junio.

La micorrización provoca cambios en la asignación de la biomasa. Los encinos en general, y en particular *Quercus rugosa*, son especies de muy lento crecimiento que presentan una mayor asignación hacia raíces con respecto a la parte aérea (Crow, 1988; Bonfil, 1997). En estos experimentos encontramos que la proporción de raíz (RWR) se incrementa ante la presencia de micorrizas. Este aumento es contrario a lo esperado, pues se ha argumentado que al ser más eficiente la captación de nutrientes, la asignación hacia raíces debería disminuir (Lambers y Porter, 1992).

Sin embargo, la raíz del encino no sólo tiene la función de captar nutrientes, sino también es un importante órgano de almacenamiento. Un sistema radicular extenso y bien establecido permitirá que la plántula de encino rebrote ante un suceso que elimine la parte aérea como herbivoría, incendios, sequía, u otros. Johnson (1974, citado por Crow, 1988) reporta que un 85% de individuos de *Quercus rubra* de un año de edad sometidas fuego y cuya parte aérea fue totalmente eliminada, fueron capaces de rebrotar a partir de sus raíces.

Así mismo Bonfil (1997) documenta que plántulas de un mes de edad de *Q. rugosa* y *Q. laurina* sometidos a herbivoría controlada del 50 y 100% son capaces de rebrotar y sobrevivir en porcentajes de hasta el 100%. En este sentido, la micorrización puede representar una ventaja comparativa al ocasionar un mayor asignación de recursos hacia el componente radicular.

El sistema radicular de los encinos en los bosques es de vital importancia en su regeneración. Crow (1988) reporta el hecho de que la regeneración natural en diversos bosques de encino de Estados Unidos se da fundamentalmente a partir del rebrote de plántulas sobre sistemas radiculares bien establecidos

En cambio, la asignación hacia hojas (LWR) no se modifica por la presencia de micorrizas, aunque sí lo hace la proporción de área foliar (LAR) en el experimento 1 y el área foliar específica en los experimentos 1 y 2, lo que indica que las hojas se vuelven más delgadas y con más área de captación de luz. Es posible que el aumento en el área foliar, aunque no en biomasa foliar, sea suficiente para mantener las tasas de crecimiento que presenta esta especie. Posiblemente, debido a que el crecimiento de esta especie es muy lento, la tasa de asimilación neta (NAR) nos explica mejor los cambios en RGR que LAR (Lambers y Porter, 1992). Esto significa que en esta especie el crecimiento no es resultado de las diferencias en la asignación de recursos, sino más bien implica un ajuste fisiológico interno.

Los diferentes tipos de suelo no modifican ni la biomasa final acumulada ni el área foliar final. Sin embargo sí modifican la asignación hacia la raíz. La mayor asignación hacia este componente en el bosque puede ser interpretada como un mecanismo de

almacenamiento de biomasa que le brinde mayores posibilidades de sobrevivencia; o también puede ser explicada como una mayor inversión hacia la captación de N, que en el bosque es menos abundante con respecto al encinar (ver tabla 2, pag. 33). Esta mayor asignación hacia raíz implica una reducción hacia hojas, por lo que LWR y LAR se ven disminuidos sin que esto repercuta en una disminución de la velocidad de crecimiento. En cambio, estos parámetros no muestran diferencias significativas entre el suelo de matorral y los otros dos suelos.

El género *Quercus* presenta un crecimiento por pulsos o episódico (Crow, 1988). Esto significa que presenta periodos de elongación o crecimiento alternados con periodos de "reposo". Dentro de una misma temporada de crecimiento, algunas especies crecidas en invernadero pueden presentar hasta 8 expansiones en el lapso de 3 meses, aunque lo común es que ocurran 2 o 3 flujos de crecimiento. Hanson, et al. (1986) detallan este fenómeno y consideran que para los estudios de crecimiento en este género se debería de tomar en cuenta, más que la edad de la plántula, el estadio ontogénico, es decir si la plántula está en un periodo de elongación del tallo o de expansión de las hojas. Sin embargo, estos autores no consideran a la raíz dentro de este esquema de desarrollo, siendo que es uno de los componentes más importantes puesto que la mayor parte de la energía se transfiere hacia él.

Sin embargo, es necesario hacer algunas consideraciones con respecto a las implicaciones que tiene esta forma de episódica de crecimiento sobre las mediciones que realizamos en este estudio, sobre todo con respecto a la asignación de biomasa hacia los diferentes componentes de la planta. Es posible, por ejemplo, que hayamos subvaluado el

área foliar si es que cosechamos las plántulas antes de que haya concluido la expansión foliar. En este caso habremos sobrevalorado la proporción del tallo

El género *Quercus* ha sido descrito como micotrófico obligado, por lo que en teoría, sin la presencia del hongo moriría. En estos experimentos observamos que la micorriza provoca incrementos significativos en el crecimiento, sin embargo, no observamos muerte de los encinos en su ausencia durante el primer años de vida

RECOMENDACIONES PARA LA RESTAURACIÓN DEL SITIO

Los potenciales de inóculo de los suelos indican que, aunque en poca cantidad, aún existen propágulos en los diferentes sitios de la reserva, especialmente en el bosque y cerca de los encinos en los sitios de matorral. Por ello no creemos que la falta de propágulos sea una limitante para la sobrevivencia de las plántulas en el campo. Posiblemente el déficit hídrico puede ser el principal factor de fracaso en la reforestación de este sitio

Se recomienda introducir los árboles cerca de encinos ya establecidos, ya que a la vez que son fuente de inóculo, proporcionan sombra que puede ser indispensable para el balance hídrico durante la época de secas (Cabrera, et al., en prensa)

A pesar de la existencia de propágulos en el campo, es necesario inocular las plántulas en el vivero, ya que permanecen ahí durante dos años, y en este periodo la micorriza incrementa significativamente la acumulación de biomasa. El método de inoculación puede ser vía esporas de *Scleroderma arcolatum*, ya que esta especie logró

incrementar el crecimiento aún en sustratos extremadamente pobres en nutrientes, además esta especie presenta gran cantidad de rizomorfos, lo que se ha asociado a resistencia a sequía (Duddridge *et al.*,1980). Por otra parte, los cuerpos fructíferos de esta especie se encontraron tanto en el bosque como en los sitios de suelo pedregoso (encinar), lo que nos sugiere una alta adaptación a estos sitios. Sin embargo, la viabilidad de las esporas de esta especie pudiera estar mermada por los efectos de la contaminación atmosférica, ya que el periodo de colonización micorrizica fue muy largo comparado con el de otras especies de *Quercus*. En este estudio no se determinó si el largo periodo de independencia micorrizica es una característica propia de la especie o es un efecto ocasionado por la baja germinación de las esporas. Por ello se recomienda hacer estudios sobre la viabilidad de las esporas de *Scleroderma areolatum*, mediante técnicas de tinción vital o a través de el estudio de los porcentajes de germinación

También pueden inocularse las plantas con suelo de bosque en una proporción de 1 a 10. En este caso, sería necesario estudiar si la disminución de los propágulos del suelo está determinando un periodo más largo de colonización micorrizica. Aunque los suelos de matorral o encinar también son una buena fuente de inóculo, la dificultad en su obtención no permite su aplicación práctica.

También podría probarse la introducción de micelio de una o varias especies seleccionadas. Como vimos en estos experimentos, la combinación no controlada de propágulos del suelo ocasiona una disminución en la tasa de crecimiento en el periodo de establecimiento del hongo. Sin embargo, esto no ocurre cuando se selecciona el hongo *S. areolatum*. Similarmente la selección de varios hongos puede producir mejores resultados en

crecimiento. Además su aplicación vía la propagación de micelio no implica la extracción de esporas o suelo del bosque, lo que pudieran incrementar el deterioro que ya existe en este sitio. Para este tipo de inoculante se recomienda probar el efecto de las siguientes especies *Laccaria laccata*, *Cyroporus castaneus*, *Astraeus hygrometricus* y *Sclerotium areolatum*, ya que además de estar presentes en el encinar, son especies que se asocian a sitios jóvenes o a plántulas. A pesar de que estas especies son resistentes a las condiciones de este sitio, es recomendable realizar investigaciones tendientes a seleccionar las especies o morfotipos con mayor resistencia a la contaminación atmosférica.

Por otra parte es recomendable realizar acciones para mantener al bosque y evitar que se siga deteriorando y llegue a morir. Sabemos que la mejor acción es reducir los niveles de contaminación que se generan en la ciudad pero mientras eso se hace posible, se podrían introducir al bosque esporas o micelio de hongos resistentes a contaminantes, sea provenientes de otros bosques o propagando las especies resistentes de este mismo sitio. El incremento en las poblaciones fúngicas pudiera prolongar la vida del bosque pues se eficientaría la incorporación de nutrimentos a los árboles. Además podrían probarse experimentalmente en campo las ventajas que se han documentado en invernaderos como: resistencia a metales pesados, a enfermedades, a pH extremos, etc.

CONCLUSIONES

- El estudio del número y diversidad de hongos micorrizicos es una metodología que permitió detectar el grado de deterioro del bosque de encino de la Reserva Ecológica del Ajusco. Pensamos que esta metodología puede utilizarse para evaluar diversos bosques fuera y dentro del Valle de México.
- De acuerdo con los niveles de micorrizas encontradas, el bosque de encino estudiado está seriamente deteriorado, y es posible que se encuentre en una de las últimas etapas, cercano a la muerte del arbolado. Por ello, es urgente que se tomen medidas tendientes a preservar este bosque. Para ello se propone la introducción de propágulos de hongos resistentes a las condiciones imperantes en el sitio (alta contaminación atmosférica y sequía), ya sea propagando las especies presentes en la zona o introduciendo especies de bosques aledaños.
- Los potenciales de inóculo de los suelos indican que, aunque en poca cantidad, aún existen propágulos ectotróficos. Por ello no creemos que actualmente la micorriza sea el principal factor limitante para la sobrevivencia de las plántulas que se han introducido como parte del programa de reforestación.
- Se comprobó en todos los experimentos (utilizando suelo como inóculo o esporas de *Scleroderma areolatum*) que la micorrización incrementa significativamente la acumulación de biomasa, el área foliar, la velocidad de crecimiento y la tasa de

asimilación neta de plántulas de *Q. rugosa*, aunque este mayor crecimiento no se hace patente hasta principios del segundo periodo de actividad, es decir, cerca del año de edad de las plántulas.

- La micorrización provoca incrementos en la asignación hacia raíces, aunque, en ningún caso este factor modifica la relación raíz/parte aérea
- La presencia de micorrizas provoca también cambios en la morfología de las hojas, pues se incrementa el área foliar, la proporción de área foliar (LAR) (experimento 1) y el área foliar específica (SLA) (experimentos 1 y 2) sin que se modifique la asignación de biomasa hacia este componente (LWR permanece constante), por lo que las hojas en los tratamientos con micorrizas son más delgadas
- El hongo *S. arcuatum* no produjo un detrimento en el crecimiento de *Q. rugosa* durante la etapa de colonización micorrizica. Por ello consideramos que puede ser más efectivo como fuente de inóculo con respecto a una mezcla no controlada de propágulos presentes en el suelo. Además la presencia de este hongo en las raíces de las plántulas produjo incrementos en biomasa aún en condiciones de escasez extrema de recursos, por lo que consideramos que es muy eficiente en la captura y translocación de nutrimentos y tiene una baja demanda de carbohidratos
- Se recomienda utilizar hongos micorrizógenos, y especialmente una o varias especies seleccionadas durante la propagación y crecimiento de las plántulas en el vivero.
- Se considera que *Sclerotium arcuatum*, *Laccaria laccata*, *Hygrophorus aff. sordidus*, *Cyrtoporus castaneus*, *Cantharellus cibarius* y *Astraeus hygrometricus* son las especies que pueden ser más útiles para la propagación de las plántulas, puesto que al haber sido

recolectadas en la zona de encinar se sabe que son resistentes a condiciones de pedregosidad imperantes en los sitios que se pretende reforestar. Se propone que se intente su aislamiento y propagación y se hagan pruebas de su efectividad al incrementar el crecimiento de los encinos.

- Se presentó un largo periodo de independencia micorrizica (seis a nueve meses), en comparación a lo reportado para otras especies de *Quercus*. En este estudio no se determinó si ello se debe a las características propias de la especie o a factores ambientales como puede ser la reducción en los propágulos o el efecto adverso de la contaminación atmosférica, sea sobre la colonización o sobre la germinación de las esporas.

BIBLIOGRAFÍA

Aguirre Acosta E. y E.Pérez Silva. 1978 Descripción de algunas especies del género *Laccaria* (Agaricales) de México Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 12:33-58.

Allen, M. 1991. The ecology of mycorrhizae. Cambridge University Press London 184 pp.

Alvarado, D., T. Hernández, L. de I de Bauer y J. Galindo 1989 Decaimiento del oyamel (*Abies religiosa*) en el "Desierto de los Leones", D.F. Memorias del IV Simposio Nacional sobre Parasitología Forestal. Publicación especial No. 60 Tomo II. INAP. México

Alvarado, D y L. de Bauer. 1991 Ataque de *Lophodermium* sp en poblaciones naturales de *Pinus hartwegii* de "El Ajusco", México, bajo el efecto de gases oxidantes. Micología Neotropical Aplicada 4. 99-109.

Amaranthus M. y D.A.Perry. 1987 Effect of soil transfer on ectomycorrhizae formation and the survival and growth of conifer seedlings on old nonreforested clear-cuts. Canadian Forest Research 17:944-950.

Arnolds, 1991. Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. Agriculture Ecosystem and Environment 35:209-244.

Arnebrant, K y B. Söderström. 1992. Effects of nitrogen on the mycelial extension of four different ectomycorrhizal fungi grown in symbiosis with *Pinus sylvestris*. en Read, D.J., D.H. Lewis, A.H. Fitter y I.J. Alexander (eds) Mycorrhizas in ecosystems University Press. Cambridge.

- Berry, C.R.** 1982. Survival and growth of pine hybrid seedlings with *Pisolithus tinctorius* ectomycorrhizae on coal spoils in Alabama and Tennessee. *Journal of Environment Quality* 11 (4):709-714
- Bon, M.** 1988. Cle monographique del Russules d'Europe. Documents mycologiques XVIII (70-71) 1-120
- Bonfil, C.** 1995. Establecimiento, sobrevivencia y crecimiento de plántulas de dos especies de encino en el Ajusco, D.F. III Seminario sobre utilización de encinos. Linares. Nuevo León, México. Reporte científico especial No 15. Fac. de Ciencias Forestales, UANL
- Bonfil, C.** 1997. Seed size and seedling performance in two oak species: the role of cotyledonary reserves and herbivory. *Annual Journal of Botany* (en prensa)
- Bonfil, C., Y. Pisanty, A. Mendoza y J. Soberón** 1997. Investigación y restauración ecológica: el caso del Ajusco Medio. *Ciencia y Desarrollo* (en prensa)
- Bowen, G.D.** 1973. Mineral nutrition of ectomycorrhizae en Marks and Kozlowski (ed) *Ectomycorrhizae*. Academic Press. London
- Boxman, A.W., R.J. Sinke y J.G.M. Roelofs** 1986. Effects of NH_4^+ on the growth and K uptake of various ectomycorrhizal fungi in pure culture. *Water, air and soil pollution*:31:517-522.
- Brand, F.** 1992. Mixed associations of fungi in ectomycorrhizal roots. en Read D.J., D.H. Lewis, A.H. Fitter y I.J. Alexander (eds) *Mycorrhizas in ecosystems*. Cambridge University Press. London
- Cabrera, L., P. Mendoza, V Peña, C. Bonfil, J Soberón.** 1997. Evaluación de una plantación de encinos (*Quercus rugosa*) en el Ajusco medio, D.F. Agrociencias. en prensa.

Casellano, M. 1994. Current status of outplanting studies using ectomycorrhizae-inoculated forest trees p261 - 281 . en Pflieger F.L. and R.G. Linderman (eds) Mycorrhizae and plant health. The American Phytopathological Society (APS) Press. Minessota

Causin,R.L. Montecchio, S. Mutto Accordi. 1996. Probability of ectomycorrhizal infection in a declining stand of common oak . en Dreyer and Aussenac (eds) Ecology and physiology of oaks in a changing environment. Annales des Sciences Forestieres 53 (2-3): 743-752.

Causton D.R. y Venus J.C. 1981. Biometry of plant growth. Edward Arnold. London 307pp

Cordell, Ch. D.Omdal, y D. Marx. 1990. Identification, management, and application of ectomycorrhizal fungi in forest tree nurseries. First meeting of the IUFRO (Diseases and insects in forest nursery), August 22-30 , Victoria.

Crow, T.R. 1988. Reproductive mode and mechanisms for self-replacement of Northern Red Oak (*Quercus rubra*)- A review. Forest Science 24 (1): 19-40

Danielson, R.M. y S. Visser. 1989. Effects of forest soil acidification on ectomycorrhizal and vesicular -arbuscular mycorrhizal development. New Phytologist 112:41-47.

Daughtridge, A.T., S.G. Pallardy, H.G. Garrett y I.L. Sander. 1986. Growth analysis of mycorrhizal and non mycorrhizal black oak (*Quercus velutina* Lam.) seedlings. New Phytologist 103:473-480.

de Bauer, L., T. Hernández y W.J. Manning. 1985. Ozone causes needle injury and tree decline in *Pinus hartwegii* at high altitudes in the mountains around Mexico City. Journal of the Air Pollution Control Association 35 (8):838.

- de Bauer, L. y S.V. Krupa. 1990. The Valley of Mexico: Summary of observational studies on its air quality and effects on vegetation. *Environmental Pollution* 65: 109-118
- Dighton, J., R.A. Sk Skeffington y K.A. Brown 1986 The effects of sulfuric acid (pH 3) on root and mycorrhizas of *Pinus sylvestris*. pag.739-47 en *Mycorrhizae: physiology and genetics Primer* ESM. Dijon 1-5 julio INRA, Paris
- Departamento del Distrito Federal. 1995 Informe anual sobre la calidad del aire en la zona metropolitana de la ciudad de México. Dirección general de ecología. México, D.F.
- Dodd J.C. y B.D. Thompson. 1994 The screening and selection of inoculant arbuscular-mycorrhizal and ectomycorrhizal fungi. *Plant and soil* 159: 149-155
- Duchesne, L. 1994 Role of ectomycorrhizal fungi in biocontrol. pags 27-42 en Pflieger F.L. and R.G. Linderman (eds) *Mycorrhizae and Plant Health*. The American Phytopathological Society (APS) Press. Minnessota
- Duddridge, J.A. Malibari, A. y D.J. Read. 1980 Structure and function of mycorrhizal rizomorphs with special reference of their role in water transport. *Nature* 287: 834-836
- Ellis M y P. Ellis. 1990 Fungi without gills (hymenomycetes and gasteromycetes). Chapman and Hall. London. 329 pp.
- Fellner R. 1989. Mycorrhiza-forming fungi as bioindicators of air pollution. *Agriculture, ecosystem and environment* 28: 115-120.
- Fitter, A.H. y J. Garbaye. 1994. Interactions between mycorrhizal fungi and other soil microorganisms. *Plant and Soil* 159: 123-132.

Frances, M. 1983. Role of basidiospores as inocula of mycorrhizal fungi of birch. *Plant and soil* 71:269-273.

Friedland, A.J., Gregory, R.A., Karenlampi, L. and Johnson, A.H. 1984. Winter damage to foliage as a factor in red spruce decline. *Canadian Journal of Forest Research* 14:963-965.

Garza Ocañas, F. 1986. Hongos ectomicorrizicos del estado de Nuevo León. *Revista Mexicana de Micología* 2:197-205

Garza, F., García y Castillo 1985. Macromicetos asociados al bosque de *Quercus ryxophyla* en algunas localidades del centro del estado de Nuevo León. *Rev. Mex. Mic.* 1:423-437

Guzmán G. 1970. Monografía del género *Sclerotium* Pers. *amend Fr. Sn Isidro, Buenos Aires.* 407 pp

Harley, J.L. y S.E. Smith 1983. *Mycorrhizal Symbiosis.* Academic Press. New York. 483 pp

Hanson, P., R.E. Dickson, J.G. Icebrands, T.R. Crow y R.K. Dixon 1986. A morphological index of *Quercus* seedling ontogeny for use in studies of physiology and growth. *Tree Physiology* 2: 273-281.

Hernández, T. y C. Nieto. 1996. Effects of oxidant air pollution on *Pinus maximartinezii* *Rzedowski* in the Mexico City region. *Environmental Pollution* 92 (1) 79-83.

Hunt, R. 1982. *Plant growth curves: the functional approach to plant growth analysis.* Edward Arnold Press. London. 248 pp.

Hunt, R. y P. Pearsons. 1994. *Functional growth curves.* Programa de cómputo. London.

James, R.L., F.W. Cobb, Jr. P.R. Miller and J.R. Parmeter Jr. 1980. Effects of oxidant air pollution on susceptibility of pine roots to *Fomes annosus*. *Phytopathology* 70: 560-563.

Jansen, A.E. 1991. Mycorrhizal status of Douglas Fir in the Netherlands: its relations with stand age, regional factors, atmospheric pollutants and tree vitality. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 35: 191-208.

Kibby y Fatto. 1990. Keys to the species of *Russula* in Northeastern North America. *Geoffrey-Fatto enterprises* New Jersey.

Kowalski, S, W Wojewoda, C Bartnik y A. Rupik. 1989. Mycorrhizal species composition and infection patterns in forest plantations exposed to different levels of industrial pollution. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 28: 249-255.

Kuhner y Romagnesi. 1953. *Flore analytique des champignons superieurs*. Masson (ed.) Paris. 577 pp.

Lambers, H y H Porter. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advanced Ecological Research* 23: 187-261.

Largent H. 1985. *The Agaricales (gilled fungi) of California 5. Hygrophoraceae*. Mad River Press. California.

Le Tacon, F., I.F. Alvarez., D. Bouchard, B. Henrion, R.M. Jackson, S. Luff, J.I. Parlade, J. Pera, S. Stenstrom, N. Villanueva y C. Walker. 1992. Variations in field responses of forest trees to nursery ectomycorrhizal inoculation in Europe. pag. 119-134 en Read D.J., D.H. Lewis, A.H. Fitter y I.J. Alexander (eds) *Mycorrhizal in ecosystems*. University Press. Cambridge.

Lobuglio, K.F. y Wilcox, H.E. 1988 Growth and survival of ectomycorrhizal and ectendomycorrhizal seedlings of *Pinus resinosa* on iron tailings. Canadian Journal of Botany 66:55-60.

Ludger, E., G Brown, O Joachim y K. Brinkmann. 1991. Lead tolerance of *Betula* and *Salix* in the mining area of Mecherach, Germany. Plant and soil 131:275-285

Marçais, B., F. Depuis, M L. Deprez-Loustau. 1996. Modelling the influence of winter frosts on the development of the stem canker of red oak, caused by *Phytophthora cinnamomi* en Dreyer and Aussenac (eds) Ecology and physiology of oaks in a changing environment. Annales des Sciences Forestieres 53 (2-3): 721-730

Marx, D. y Koslowski 1973 Ectomycorrhiza Academic Press London

Marx, D H 1980 Ectomycorrhizal fungus inoculations: a tool for improvin reforestation practices. en Micola P. (ed) Tropical mycorrhizae Clarendon Press, Oxford

Marx, D., S Maul y Ch Cordell, 1991 Application of specific ectomycorrhizal fungi in world forestry. en Leatham (ed) Frontiers in industrial mycology Chapman and Hall New York.

Marx, D. 1991. The practical significance of ectomycorrhizae in Forest Establishment. en Leatham (ed) Frontiers in industrial mycology. Chapman and Hall. New York.

Mikola, P. 1973. Application of mycorrhizal symbiosis in forest practice in Marx D.H. y Koslowski (eds). Ectomycorrhiza. Academic Press. London pages 383-411.

Miller, P., L. de Bauer, A. Quevedo y T. Hernández. 1994. Comparison of ozone exposure characteristics in forested regions near Mexico City and Los Angeles. *Atmospheric Environment* 28 (1): 141-148.

Newton, A. C. y C. Pigott (a). 1990. Mineral nutrition and mycorrhizal infection of seedling oak and birch. parte I: Nutrient uptake and the development of mycorrhizal infection during seedling establishment. *New Phytol.* 117:37-60.

Newton, A. C. y C. Pigott (b). 1990. Mineral nutrition and mycorrhizal infection of seedling oak and birch. parte II: The effects of fertilizers on growth, nutrient uptake and ectomycorrhizal infection. *New Phytol.* 117:37-60.

Newton, A. C. 1990. Mineral nutrition and mycorrhizal infection of seedling oak and birch. parte III: Epidemiological aspects of ectomycorrhizal infection and the relationship to seedling growth. *New Phytol.* 117:37-60.

Nygaard, P. H. y G. Abrahamsen. 1991. Effects of long term artificial acidification on the ground vegetation and soil in a 100 year-old stand of Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Plant and soil* 131:151-160.

Oak, S. F., Tainter, J., Williams, D., Starkey. 1996. Oak decline risk rating for the Southeastern United States in the degree of decline in Dreyer and Aussenac (eds) *Ecology and physiology of oaks in a changing environment. Annales des Sciences Forestieres* 53 (2-3): 697-720.

Parke, J. R., G. Linderman y J. M. Trappe. 1984. Inoculum Potential of Ectomycorrhizal Fungi in Forest Soils of Southwest Oregon and Northern California. *Forest Science* 30 (2): 300-304.

Perry, D.A., R. Molina, M.P. Amaranthus. 1987. Mycorrhizae, mycorrhizosferes, and reforestation: current knowledge and research needs. Canadian Journal of Forest Research 17: 929-940.

Perry, D.A., H. Margolis, C. Choquette y R. Molina. 1989. Ectomycorrhizal mediation of competition between coniferous tree species. New Phytologist 112: 501-511

Perry, D.A., J.G. Borchers, S.L. Borchers y M.P. Amaranthus. 1990. Species migrations and ecosystem stability during climate change: the belowground connection. Conservation Biology 4 (3) 266-274.

Plassard, C., P. Scheromm, D. Mousain, L. Salsac. 1991. Assimilation of mineral nitrogen and ion balance in the two partners of ectomycorrhizal symbiosis. Data and hypothesis. Experientia 47: 340-349.

Pritchett, W. 1986. Suelos forestales. Editorial Limusa México, D.F. 634 pp.

Quiróz, A. en preparación. Metales pesados depositados sobre el suelo y el follaje en bosques del suroeste de la Ciudad de México. Tesis doctoral. Instituto de Ecología, UNAM.

Read D.J. 1992. The mycorrhizal micelium. págs 102-133 en Allen, M (ed) Mycorrhizal functioning. Chapman and Hall. New York

Reich, P.B., A.W. Schoettle, H.F. Stroh, J. Troiano y R.G. Amundson. 1985. Effects of O₃, SO₂ and acid rain on mycorrhizal infection in northern red oak seedlings. Canadian Journal of Botany 63: 2049-2055.

Roelofs, J.G.M., A.J. Kempers, A.L.F.M. Houdijk and J. Jansen. 1985. The effect of air-borne ammonium sulfate on *Pinus nigra* var *maritima* in the Netherlands. Plant and soil 84:45-56

Rudawska, M. 1986. Sugar metabolism of ectomycorrhizal Scots pine seedlings as influenced by different nitrogen forms and levels. *pages 389-395* in Mycorrhizae: physiology and genetics. Primes ESM, Dijon 1-5 julio 1985 INRA, Paris.

Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Edit. Limusa México 432 pp.

Schenk, 1982. Methods and principles of mycorrhizal research. The American Phytopathological Society, Minnesota Press

Schütt, P y E. Cowling. 1985. Waldsterben, a general decline of forests in Central Europe: symptoms, development, and possible causes. *Plant disease* 69 (7) 549-558.

Shafer, S and A S Heagle. 1989. Growth responses of field-grown loblolly pine to chronic doses of ozone during multiple growing seasons. *Canadian Journal of Forest Research* 19 821-831.

Shafer, S y M. Schoeneberger. 1994. Air pollution and ecosystem health: the mycorrhizal connection. *pages 153-168* in Pfleger and Linderman (eds). Mycorrhizae and ecosystem health. APS Press Minnesota

Simmons G.L. y J.M Kelly. 1989. Influence of O_3 , rainfall acidity, and soil Mg status on growth and ectomycorrhizal colonization on loblolly pine roots. *Water, Air and Soil Pollution* 44: 159-171.

Smith, W. 1990. Air pollution and forest. Segunda edición. Springer-Verlag New York

Stroo, H.F. y M. Alexander. 1985. Efecto of simulated acid rain on mycorrhizal infection of *Pinus strobus* L. *Water, Air and Soil Pollution* 25: 107-114.

Sylvia, D. 1983. Role of *Laccaria laccata* in protecting primary roots of Douglas fir from root rot. *Plant and Soil* 71:299-302

Tainter, F.H., T.M. Williams, and J.B. Cody. 1983. Drought as a cause of oak decline and death on South Carolina coast. *Plant Disease* 67:195-197.

Termorshuizen A.J. y A.P. Schaffers 1987. Occurrence of carpophores of ectomycorrhizal fungi in selected stands of *Pinus sylvestris* in the Netherlands in relation to stand vitality and air pollution. *Plant and soil* 104: 209-217.

Thiers, H. 1985. The Agaricales (gilled fungi) of California 2 Cantharellaceae Mad River Press. California, USA

Thomas, F.M. y G Hartman 1996 Soil and tree water relations in mature oak stands in northern German differing in the degree of decline in Dreyer and Aussenac (eds) *Ecology and physiology of oaks in a changing environment* *Annales des Sciences Forestieres* 53 (2-3): 697-720

Vellinga E y G Mueller 1987. Taxonomic and nomenclatural notes on *Laccaria* B&Br II *Laccaria bicolor*, *L. fraterna* and *L. laccata* var *pallidifolia* *Persoonia* Vol 13 (part 3) 383-386.

Vogt, K.A., C.C. Grier, C.E. Meier y R.L. Edmonds. 1982. Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in Western Washington. *Ecology* 63:370-380.

Vogt, K.A., D. Publicover y D. Vogt. 1991. A critique of the role of ectomycorrhizas in forest ecology. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 35:171-190.

Walting, R. 1974. Macrofungi in the oak woods of Britain pag en M G Morris y F. H.Perring (ed) The British oak. Botanical Society of British Isles Farington

Wargo, P.M. 1996. Consecuences of environmental stress on oak predisposition to pathogens. in Dreyer and Aussenac (eds) Ecology and physiology of oaks in a changing environment. Annales des Sciences Forestieres 53 (2-3). 359-368.

Wilkins, D.A 1991. The influence os sheathing (ecto) mycorrhizas of trees on the uptake and toxicity of metals. Agriculture, Ecosystems and Environment 35 245-260

Zar, J.H. 1996. Biostatistical Analysis. Tercera Edición. Prentice Hall New Yersey 121pp.