



Facultad de Estudios Superiores

IZTACALA

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD Y PERFIL ENZIMÁTICO
DE LOS MICROHONGOS EDÁFICOS ASOCIADOS A
LAS ESPECIES LEÑOSAS PERTENECIENTES A LOS
GÉNEROS *PINUS* Y *BURSERIA* EN UN BOSQUE DE
PINO PIÑONERO EN SANTA CATARINA,
GUANAJUATO**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
B I Ó L O G O
PRESENTA:
ANA PAULA ROMERO CALDERÓN

**DIRECTOR DE TESIS:
DR. JOSÉ LUIS GAMA FLORES**

**LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA DE BAZ, ESTADO DE MÉXICO,
2022**



BIOLOGIA





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

**“Nada está a salvo de la vida.
Porque es vida lo que cava, quiebra y oscurece,
vida la humedad,
los hongos que florecen en los altos ángulos pasivos.”**

Santiago Kovadloff



DEDICATORIA

Dedicado a la Mtra. María Elena Huidobro Salas.

AGRADECIMIENTOS

Primeramente, quiero agradecer a mi familia, a mi madre, Magdalena Calderón, a mi padre José Luis Romero y a mi hermano, Pablo Romero por ser la mayor fuente de apoyo en mi formación personal y por buscar siempre mi superación personal y profesional.

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México, por ser mi guía académica y por la Beca de Titulación de Alto Rendimiento. A mi casa, la Facultad de Estudios Superiores Iztacala por abrirme sus puertas y formarme como persona. Así como a mis profesores y profesoras que aportaron las bases de mi formación profesional.

A la cabecera de botánica de la FES Iztacala por recibirme con cariño y ser mi segunda casa. A la Ma. en C. María Elena Huidobro Salas por depositar su confianza, cariño y conocimiento en mi persona, a la Ma. en C. Alejandra García Mares por atraparme en el maravilloso mundo de los hongos, al Biol. Jonás Millán Castañeda por su apoyo en cada etapa de este proceso. Igualmente, a las y los profesores: Emelia Campoy, Ángeles García, Antonio Escobar, Erik Loeza, Luis Páez y Moisés Antonio Chávez, Miguel Garza.

Un especial agradecimiento al Dr. José Luis Gama Flores, por creer en mis capacidades como estudiante, por ser una de las principales guías en este trabajo, por sus consejos fuera y dentro del aula. por su paciencia y su dedicación con sus alumnos.

A todos aquellos que superaron los límites de la burocracia y me brindaron apoyo en partes vitales de este proceso mediante material, reactivos y cristalería: Jorge Jiménez, Guillermo Ávila, Daniela García, Martín Palomares, Josefina Medrano y Graciela Molina. Al laboratorio de Edafología: Fernando Ayala, Ana Muñoz y Francisco Galindo y al laboratorio de microscopía: a Daleth Guedea y Osvaldo Cervantes por permitir la observación de las muestras.

A Jean Michael Cabrera Mares, mi colega y amigo más cercano en los años de universidad, por su peculiar forma de animarme a continuar mi camino y acompañarme en cada paso.

Al pueblo de Santa Catarina por hacer posible la realización de este trabajo, por compartir su conocimiento, costumbres y biodiversidad.

ÍNDICE DE CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	05
ANTECEDENTES	13
JUSTIFICACIÓN	15
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	16
OBJETIVOS	16
ÁREA DE ESTUDIO	17
MATERIALES Y MÉTODOS	21
RESULTADOS	23
DISCUSIÓN	37
CONCLUSIONES	49
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	50
TABLA ANEXA	60



INTRODUCCIÓN

Concepto de microhongo

Un microhongo o micromiceto se define como cualquier organismo que forme estructuras productoras de esporas de aspecto fungoide, por lo general un conidióforo o esporocarpio microscópicos, en comparación con los macrohongos que presentan cuerpos fructíferos visibles a simple vista (Hawksworth *et al.*, 1995; Cannon y Sutton, 2004). Además de ser organismos sin clorofila, heterótrofos capaces de descomponer materia orgánica, con un cuerpo unicelular o filamentoso, sus células están limitadas por paredes de quitina u otras azúcares complejas, se nutren por digestión externa o fagocitosis, se propagan por medio de esporas y presentan reproducción sexual o asexual (Alexopoulos y Mims, 1985). Los microhongos comprenden un grupo polifilético y artificial de organismos Protistas, Cromistas y Fungi (Ruggiero *et al.*, 2015).

Distribución, interacciones y sucesión ecológica

Los microhongos se distribuyen en una gran variedad de ecosistemas acuáticos y terrestres, con las formas flageladas para los acuáticos y las formas ameboides o miceliales con dispersión aérea en los terrestres (Frutis-Molina y Huidobro-Salas, 2013).

Uno de los ecosistemas terrestres con interacciones hongo-planta más visibles son los suelos forestales donde los hongos cumplen funciones de degradación de la materia orgánica vegetal (Alexopoulos y Mims, 1985).

Las interacciones entre hongos y plantas son diversas y dependen del uso de los recursos por parte del componente o consorcio microbiano (hongos y bacterias), resultando en diferenciaciones del nicho aprovechable por las plantas. La relación entre diversidad microbiana y la composición vegetal más importante es la simbiosis entre los consorcios que forman la estructura de la comunidad edáfica y las especies vegetales que forman la estructura de la comunidad forestal, donde se pueden encontrar dinámicas de influencia recíproca (retroalimentación), considerada como

positiva. Estos consorcios microbianos determinan y promueven el desarrollo de una población vegetal, misma que contribuye a la comunidad microbiana provocando el aumento de la abundancia de algunas especies y disminuyendo la diversidad. Esta relación es tan estrecha que llega a determinar el éxito de procesos como la micorrización, pues en su establecimiento intervienen especies cuya función es exclusivamente de degradación (Fracchia, 2002; Reynolds *et al.*, 2003)

Otros procesos como la descomposición de material lignificado ocurren en periodos largos de tiempo, permitiendo el fenómeno de sucesión ecológica y los primeros organismos en participar de ella son los hongos, conforme avanza el estado de degradación aumentan los compuestos nitrogenados y aparecen las bacterias (Otaki y Tsuyuzaki, 2019).

Esta sucesión es una dinámica consistente en el cambio direccional de la composición, abundancia relativa y disposición espacial de las especies que conforman la comunidad. En los hongos la alternancia de especies a lo largo del tiempo y el espacio ocurre por la ocupación de un mismo sitio por micelio de un mismo hongo o asociaciones de diferentes hongos. La dinámica de la comunidad fúngica se debe a que cada especie se ha adaptado a diferentes nichos. Las sucesiones fúngicas en material vegetal de diferentes especies han resultado ser similares, iniciando con organismos parásitos, seguidos por saprótrofos primarios y secundarios (Frankland, 1998).

La actividad enzimática de los microhongos está directamente relacionada con las etapas sucesionales de un ecosistema, siendo significativamente mayores en la etapa fustal que en la brinjal. En cuanto a la estacionalidad, la población de microhongos y su actividad enzimática incrementa en primavera por los altos niveles de materia orgánica y decae durante el otoño, siendo directamente influenciados por el contenido de humedad en el suelo, nutrientes y niveles de materia orgánica (Alvear *et al.*, 2007).

Clasificación de los microhongos

La clasificación tradicional de los organismos que se consideran microhongos está integrada por las divisiones Gymnomycota (Myxomycota), Mastigomycota y Amastigomycota. La primera (Gymnomycota) incluye a las subdivisiones Acrasiogymnomycotina (Acrasiomycota), Plasmodiogymnomycotina (Protosteliomycota y Myxomycota). La segunda (Mastigomycota) está conformada por Haplomastigomycotina (Chytridiomycota, Hyphochytridiomycota y Plasmodiophoromycota) y Diplomastigomycotina (Oomycota). Y en la última (Amastigomycota u Hongos verdaderos) se incluyen a Zygomycota, Deuteromycota, Ascomycota y algunos pertenecientes a Basidiomycota. Aunque la clasificación actual se basa en caracteres moleculares, a diferencia de la clasificación tradicional, cuyos taxones son obsoletos, continúa siendo útil para la comprensión de las características morfológicas y fisiológicas básicas de los microhongos (Alexopoulos y Mims, 1985; Frutis-Molina y Huidobro-Salas, 2013; Bessey, 1942, 1950; Deninson y Carroll, 1966; Savile, 1968; Whittaker, 1969; Cain, 1972; Whittaker y Margulis, 1978).

Dentro de la división Gymnomycota se encuentran organismos cuya unidad funcional es una única célula hasta aquellos que forman micelios verdaderos, y que presentan una fase trófica de vida libre como ameba o flagelado, ambos sin presencia de paredes celulares y en ocasiones un pseudoplasmodio o plasmodio formado por agregación. En la división Mastigomycota se agrupan organismos con células flageladas durante al menos una fase de su ciclo de vida, nutrición por absorción, presentan paredes celulares, suelen ser acuáticos o edáficos y en algunos se presenta una estructura especial llamada oospora. La división Amastigomycota incluye hongos que no presentan flagelo en ninguna fase del ciclo de vida, en su mayoría son de hábito terrestre y con nutrición por absorción, aunque pueden ser parásitos o depredadores y en general están formados por un micelio de hifas septadas (Alexopoulos y Mims, 1985; Blanton, 1990; Frutis-Molina y Huidobro-Salas, 2013).

Los hongos se pueden clasificar también según su función en el ecosistema como parásitos y saprobios. Los primeros se nutren a partir de las células de un organismo hospedero, los segundos se nutren por absorción de los nutrientes que

degradan mediante enzimas para la descomposición de la materia orgánica (Alexopoulos y Mims, 1985; Frutis-Molina y Huidobro-Salas, 2013).

Función e importancia

Los microhongos son organismos de gran interés económico, industrial y científico. Los organismos fúngicos sintetizan una amplia gama de metabolitos secundarios como los antibióticos ciclosporinas, ácidos mevínicos, alcaloides, estatinas, entre otros. De entre estos compuestos, los que tienen más demandas en la síntesis industrial son los β -lactámicos procedentes de *Aspergillus*, *Penicillium* y *Acremonium*. Además, existen metabolitos secundarios de interés en los campos de producción de alimentos, control, sanidad agronómica, agentes de biocontrol, reguladores del colesterol, inmunosupresores y antitumorales (Cortés-Sánchez *et al.*, 2013).

Los microhongos poseen un potencial metabólico que los hace eslabones ideales en la remediación de suelo y agua contaminados por metales pesados, plaguicidas, compuestos organofosforados, entre otros (Hernández-Ruiz *et al.*, 2017). Estos hongos son tolerantes a concentraciones consideradamente altas de contaminantes y niveles bajos de pH. Los tres principales sistemas enzimáticos para la degradación de contaminantes, siendo el más estudiado el de degradación de la lignina, que interviene en la oxidación de numerosos compuestos xenobióticos (hidrocarburos, tintes sintéticos, plaguicidas, etc.) (Quintero-Díaz, 2011).

En el caso de la industria alimenticia uno de los hongos más utilizados es el género *Penicillium*, perteneciente a los deuteromicetos, con el cuál se elaboran productos lácteos muy apreciados por el consumidor, una especie de hongo de este mismo género (*Penicillium chrysogenum*) se ha estudiado por su potencial como pesticida en contra de áfidos, en especial debido a que cuenta con una proteína llamada lectina que es afín por ciertas azúcares (Arce *et al.*, 2020; Francis *et al.*, 2012).

En los ecosistemas forestales destacan los hongos de hábito edáfico, pues conforman el 50% de la biomasa del suelo, forman parte de las redes tróficas de este, participan en los procesos de degradación y mineralización de los nutrientes a través de procesos enzimáticos que son aprovechados por las plantas, y fitopatógenos que actúan en la rizósfera infectando tallos y provocando marchitez. La función enzimática de los microhongos del suelo está íntimamente relacionada con el crecimiento de los individuos y poblaciones vegetales, así como sus procesos, siendo las relaciones entre hongos y plantas tan estrechas que la presencia o ausencia de alguna especie vegetal tiene repercusión en la diversidad de la comunidad fúngica (Bonkowski et al., 2000; Castelli y Casper, 2003; Rodrigues-Guzman, 2001; Pfenning, 1997; Wainwright, 1988; Hawksworth, 1991).

Características físicas, químicas y biológicas del suelo

México es diverso en suelos, la diversidad edáfica se encuentra representada por 26 grupos (SEMARNAT, 2012). Dentro de estos intervienen factores físicos, químicos y biológicos, la interacción de estos les dan características distintivas, las cuales permiten establecer pautas para su manejo (UNP, 2015). En cuanto a las propiedades biológicas, estas dependerán de la ubicación e interrelación de los componentes fisicoquímicos. Se pueden encontrar invertebrados como nematodos, anélidos, artrópodos y moluscos, así como algas, numerosas bacterias y comunidades fúngicas (UAEH, 2011). Dentro de estas comunidades biológicas, los microorganismos son claves en los ciclos biogeoquímicos (ciclo del carbono, nitrógeno, azufre y fósforo), además de la secreción de sustancias que ayudan a la formación de agregados que dan estructura al suelo (Voroney, 2007). En cuanto a los hongos del suelo, estos participan principalmente en los procesos de descomposición que mineralizan y reciclan nutrientes de plantas, además representan aproximadamente el 50% de la biomasa que conforma a los suelos. La funga es también una parte importante de la cadena alimenticia dentro del suelo, especialmente para la mesofauna (Pfenning y Magalhaes, 2012).

Características fisicoquímicas del *Pinus* y *Bursera*

En cuanto a las características químico del suelo en un sistema forestal dominado por *Pinus*, el aporte nutritivo de la hojarasca de pino es bajo en calcio y nitrógeno y alto en componentes inhibidores como resinas, ceras y lignina, compuestos que disminuyen la actividad de la microfauna y aumentan la actividad descomponedora por hongos. Además, cabe resaltar que el contenido de C y N, lignina y taninos en la hojarasca de pino es alto, por lo que el tiempo de descomposición de estas es alto en comparación con la materia orgánica proveniente de herbáceas (Rodríguez *et al.*, 2020). Estas características contribuyen a que el pH del suelo disminuya y no pueda ser neutralizado en el límite del suelo mineral, afectando la fertilidad de este (Hubber y Schlatter, 1991; Schlatter y Otero, 1995). Mientras que, los principales componentes de la resina y corteza de *Bursera fagaroides* son carbohidratos y terpenos (85%), saponinas (14%) y flavonoides (2%), además de presentar un pH de 8.5 (Núñez, 2015; Reynoso-Orozco, *et al.*, 2008).

Perfil enzimático

Las enzimas del suelo secretadas por microorganismos como los microhongos, desempeñan un papel vital en el funcionamiento de los ecosistemas, mediante la degradación de la materia orgánica y la catalización de reacciones en el reciclaje de nutrientes. La actividad de estas enzimas está sujeta a variables, siendo las más importantes el pH, temperatura y disponibilidad de sustrato. Además, son indicadoras del crecimiento microbiano y la actividad del suelo (Burns 1983; Herrera, 2005; Lutzoni *et al.*, 2004).

- **Amilasa**

Esta enzima está constituida por α -amilasa y β -amilasa, la primera es sintetizada por animales, plantas y microorganismos como los hongos y bacterias, mientras que la segunda es secretada principalmente por plantas. La presencia de esta enzima es importante en los suelos ya que está relacionada con la descomposición de la hojarasca, convirtiéndola en maltosa (Pazur *et al.*, 1965).

- **Celulasa**

Es una de las enzimas más importantes en los ecosistemas ya que la celulosa ocupa cerca del 50% de la biomasa sintetizada por organismos fotosintéticos. Está formada por un complejo de principalmente 3 enzimas: endo-1,4- β -glucanasa, que degrada cadenas al azar de la celulosa, exo-1,4- β -glucanas, que remueven glucosa y celobiosa de las últimas cadenas no reducidas de la celulosa y β -D-glucosidasa capaz de hidrolizar celobiosa. Muchos factores pueden afectar la actividad de esta enzima como el pH, la temperatura, humedad y la cantidad y composición de la materia orgánica del sitio (Tabatabai, 1982).

- **Catalasa**

Esta enzima se puede encontrar en todos los seres vivos, es necesaria para descomponer el peróxido de hidrógeno que se produce durante el metabolismo celular. Se caracterizan por ser moléculas altamente estables y con alta resistencia a proteólisis, por lo que se han llegado a considerar como “una ventaja evolutiva” para los organismos que presentan diversidad en el funcionamiento de estas (Medina, 2010).

- **Quitinasa**

La quitina es el polímero más abundante en la naturaleza después de la celulosa. Por su arreglo molecular, está conformada por auténticos tejidos que les dan resistencia y soporte a los exoesqueletos de artrópodos y a las paredes celulares de macro y micromicetos. La quitinasa hidroliza la quitina a sus componentes oligo y monoméricos, su actividad se ha reportado en bacterias, hongos, plantas, invertebrados y vertebrados (Castro *et al.*, 2011).

- **Proteasa**

Esta enzima es importante en el suelo porque interviene en la regularización y mineralización del N. La presencia de esta enzima indica la capacidad biológica del suelo para aprovechar la materia orgánica y la vida microbiota (Ladd y Jackson, 1982).

- **Fosfatasa**

Las enzimas de este grupo son vitales para el ciclo del P en los ecosistemas. Estas intervienen directamente en el crecimiento de las plantas y determinan la fertilidad del suelo (Speir y Ross, 1978).

- **Solubilizadores de fosfato**

El fósforo después del nitrógeno es el elemento más crítico para el crecimiento de las comunidades vegetales. Sin embargo, en muchas ocasiones este elemento no es aprovechable para las plantas, por lo que los microorganismos (bacterias, hongos y actinomicetos) se encargan de movilizar. Por lo tanto, el rol ecológico de estos organismos es vital para el crecimiento, establecimiento y posible aprovechamiento de las plantas y sistemas forestales (Beltrán, 2014).

- **Amonificadores**

Diversos organismos pueden realizar este proceso como: hongos, actinomicetos, bacterias anaerobias y aerobias. La amonificación consiste en el rompimiento del enlace amida y la posterior liberación de amonio. Sin embargo, mucho del amonio liberado es reutilizado por los microorganismos para sintetizar sus proteínas estructurales y funcionales, mientras que el excedente es liberado, siendo los hongos los que liberan más cantidad de N al medio (Universidad Nacional de Córdoba, 2014).

ANTECEDENTES

Con respecto al estudio taxonómico de los microhongos del suelo, la tendencia se ha inclinado hacia los estudios de diversidad y actividad enzimática encontrando los siguientes trabajos:

Sobre diversidad se tiene a Gómez-Luna *et al.* (2011) encontraron que existe una relación entre el aumento de las comunidades de bacterias y hongos edáficos en un bosque templado y los cambios fisicoquímicos del suelo como el incremento de pH, iones de calcio, potasio y la reducción de materia orgánica y fósforo.

Por su parte, Gueye en 2010 encontró que los microorganismos tienen un papel funcional crucial en el suelo en los bosques de pino-encino en proceso de regeneración. Así mismo, Berg *et al.* en 1998 analizaron los consorcios microbianos edáficos y su distribución según la profundidad del sustrato en un bosque de pino., relacionando la abundancia de la comunidad fúngica con la temperatura y humedad en las diferentes capas del suelo.

Mientras que, en riqueza y aspectos enzimáticos, Martínez en 1999 estudió las diferentes comunidades fúngicas a lo largo del perfil suelo y la actividad celulolítica de algunas de las especies encontradas en un bosque templado (dominado por *Pinus taeda*). Los morfotipos encontrados pertenecen a las clases Hyphomycetes, Coelomycetes y Ascomycetes, y su distribución disminuye en perfiles edáficos dominados por elementos minerales y aumenta según la concentración de materia orgánica.

Lillo *et al.* en 2011 determinaron las propiedades bioquímicas del suelo con base en la biomasa microbiana presente en un bosque templado, evaluando la actividad de glucosidasa, carboximetilcelulasa, fosfatasa ácida, ureasa y arilsulfatasa en un transecto altitudinal. Caracterizando el hábitat con mayor actividad microbiana en suelos profundos y ricos en nutrientes.

Chan-Cupul *et al.* en 2016, realizaron una evaluación cualitativa y cuantitativa de la actividad ligninolítica de diferentes cepas de hongos cultivados en diversos

sustratos, entre ellos aserrín de pino. Encontrando que el 87% de las cepas analizadas presentan actividad de lacasa.

Manjarrés *et al.* en 2011 evaluaron la actividad degradadora de *Aspergillus* y *Trichoderma* sobre residuos lignocelulósicos, reportando que las cepas de *Aspergillus* presentan una mayor actividad formadora de celulasas que *Trichoderma*.

En cuanto a la diversidad de hongos microscópicos presentes en bosques de *Pinus*, Martínez en 1999 estudió los complejos fúngicos presentes en diferentes horizontes del suelo en un bosque de *P. taeda*. Sus observaciones registraron 105 cepas pertenecientes a Hyphomycetes, Coelomycetes y Ascomycetes. Además, detectó relación entre la temperatura y la elevación de la actividad respiratoria de los microhongos, así como la humedad como modificador secundario de la actividad enzimática de estos.

Piontelli *et al.* (2005), analizaron la colonización de hongos microscópicos filamentosos en las acículas senescentes de *Pinus elliottii*. Dichos autores establecieron una relación entre el clima y la distribución de especies dominantes del grupo fúngico. Sus observaciones confirman que la distribución y riqueza de especies está más relacionada a la temperatura y humedad de los meses de verano y primavera.

Por su parte, Alverar *et al.* (2007) encontraron que las actividades biológicas de los consorcios microfúngicos y bacterianos del suelo son influenciadas por las etapas de crecimiento de especies leñosas y que además pueden ser indicadoras de la calidad y nivel nutricional de los suelos forestales.

JUSTIFICACIÓN

Si bien existe información puntual sobre la diversidad y función enzimática de los microhongos edáficos para algunos ecosistemas templados del altiplano mexicanos, la información correspondiente sobre las comunidades micológicas asociadas a boques de *P. cembroides* es aún escasa. Dada la amplia distribución de esta especie en las zonas templadas de México, la información sobre la composición y su función resulta de gran relevancia. También es necesaria la información sobre la composición microbiana y sus funciones relacionadas a los factores ambientales, con énfasis en suelos incipientes o de escaso desarrollo como es el Leptosol, su correcta caracterización permitirá comprender la dinámica del ecosistema para un aprovechamiento y manejo forestal más adecuado.

La determinación enzimática de la microfunga del suelo permitirá conocer la participación de los microhongos filamentosos y no filamentosos en los ciclos biogeoquímicos y sus relaciones con las comunidades vegetales, pues a través de diferentes enzimas se llevan a cabo la degradación e incorporación de los elementos al suelo, dejándolos disponibles para su utilización por parte de los productores primarios.

Por lo anterior, el presente estudio pretende establecer la riqueza y la función enzimática de las especies de hongos microscópicos en una comunidad de *Pinus cembroides*.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

¿Existe relación entre la actividad enzimática y las etapas sucesionales del proceso de degradación? ¿El perfil funcional de la comunidad de microhongos tiene relación con la abundancia específica en la rizósfera de las especies lignificadas de este ecosistema? ¿La diversidad de la comunidad microfúngica tiene relación con las especies vegetales en el sistema forestal?

OBJETIVOS

Objetivo global

Establecer la dinámica y el perfil enzimático de la comunidad microfúngica asociada a las especies lignificadas pertenecientes a los géneros *Pinus* y *Bursera* en un bosque templados con asociación de *Pinus-Bursera*.

Objetivos particulares

- Identificar la riqueza taxonómica de la comunidad microfúngica asociada a un bosque de pino templado con asociación de *Pinus-Bursera*.
- Estimar la abundancia microfúngica específica.
- Derivar la diversidad de los consorcios microfúngicos en el sistema.
- Determinar la actividad enzimática específica.
- Relacionar la interacción del hábitat con los consorcios microfúngicos.

ÁREA DE ESTUDIO

Ubicación

El sistema forestal “Rincón del Aura” se encuentra en el municipio de Santa Catarina ubicado en la zona Noreste del Estado de Guanajuato, sus límites están entre los paralelos 21° 15' y 21° 02' de latitud norte; los meridianos 99° 59' y 100° 10' de longitud oeste. Colinda al norte con el municipio de Xichú; al este y al sur con el Estado de Querétaro y el municipio de Tierra Blanca; al oeste con los municipios de Tierra Blanca y Victoria (INEGI, 2009).

Extensión

El sistema forestal mide 287 Ha. ocupando el 1.47% de la superficie total del municipio (Municipios de México, 2022; PM 2017, 2019).

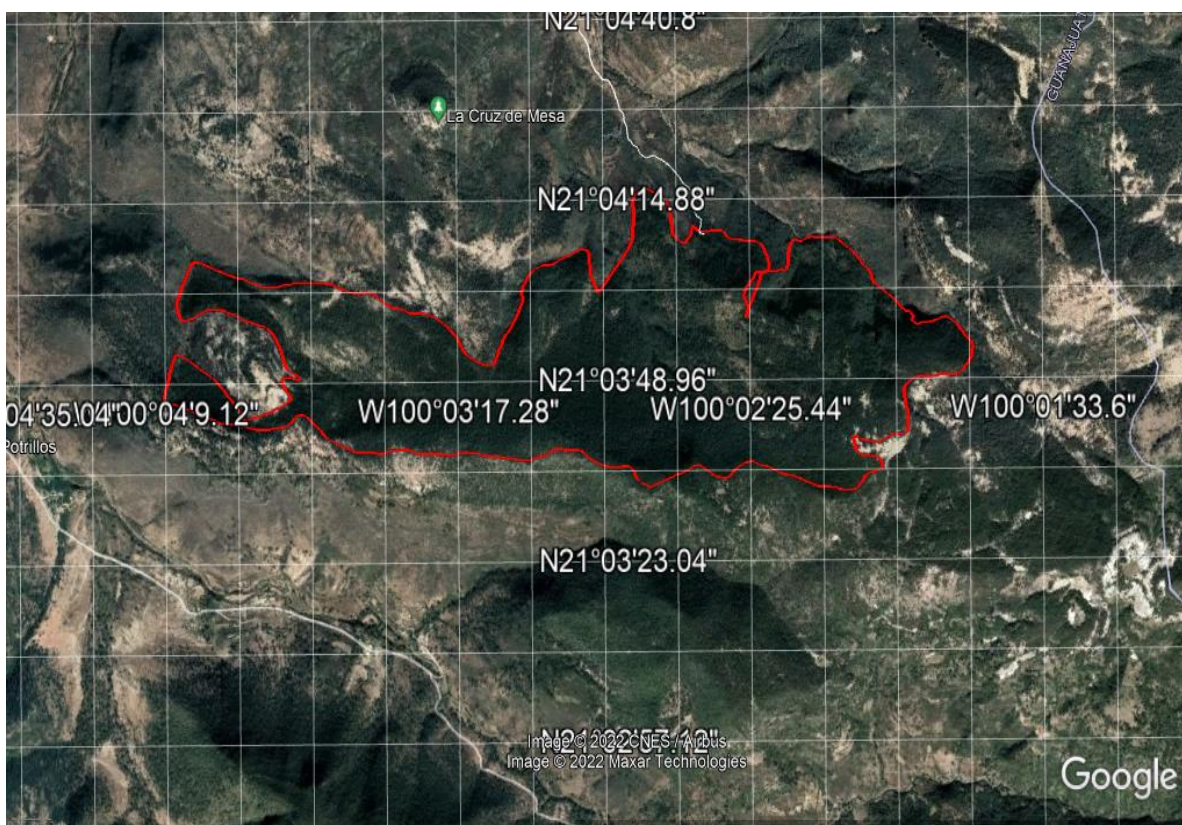


Figura 1. Imagen satelital del Sistema Forestal “Rincón del Aura”.

Fisiografía

Topografía

Geográficamente la zona de estudio se considera parte de la Sierra Gorda de Guanajuato y Querétaro, se encuentra en la provincia orográfica IX de la Mesa del Centro, su totalidad corresponde a la subprovincia de Sierras y Llanuras del Norte de Guanajuato (INECC, 2007).

El relieve consiste en mesetas con cañadas y sierra alta escarpada. Las altitudes del municipio oscilan entre los 1500 y los 2700 msnm. Los accidentes de mayor altitud se encuentran en la Serranía del Noreste en los límites con Victoria, Xichú y el Estado de Querétaro (INEGI, 2009; Municipios de México, 2021; PM, 2017, 2019).

Geología

La composición geológica del municipio es de roca ígnea extrusiva, sedimentaria y aluvial, correspondiendo a riolita-toba ácida, riolita, toba ácida, basalto, arenisca-conglomerado, a conglomerado y suelo aluvial en ese orden (PM, 2017, 2019). Las rocas son de formación cenozoica, siendo del Neógeno (97.1%) y del Cuaternario (2.5%).

Edafología

El suelo presente en el sistema es principalmente Leptosol con un mínimo de Phaeozem (INEGI, 2009; PM, 2017, 2019). Este suelo se caracteriza por ser joven, poco profundo, incipiente y se limita a la formación de un horizonte A, aunque algunos pueden presentar una rica capa de materia orgánica en la superficie. Además, suelen asociarse con el color gris claro, textura media y pH ligeramente alcalino (Driessen y Dudal, 1991). Son los suelos con mayor distribución mundial y están relacionados a sitios con relieve accidentado y están presentes en todos los tipos climáticos. Se consideran de bajo potencial para la agricultura por su poca profundidad, gran

pedregosidad y por la alta cantidad de calcio que pueden llegar a contener que inmoviliza a los otros nutrientes minerales (SEMARNAT, 2012).

Climatología

El clima de la zona de estudio es seco templado con lluvias en verano, que corresponde a un clima de tipo BS0kw(x) según la clasificación climática de Köppen modificada por García (1964). La temperatura oscila entre los 11°C y los 18°C y las precipitaciones máximas y mínimas se encuentran entre los 400 y 800 mm anuales. El régimen de precipitación se caracteriza por ser de verano-otoño (INEGI, 2009; PM, 2019; SMN).

Tipo de vegetación

En la zona de estudio predomina la vegetación de Bosque de coníferas (bosque de pino y mezcla con encinares) (INEGI, 2009; PM, 2017; Rzedowski, 2006). *Bursera fagaroides* Engl, *B. morelensis* Ram, *Jatropha* sp., *Opuntia robusta* J.C. Wendl, *Pinus cembroides* Zucc, *Quercus eduardii* Trel, *Q. magnoliifolia* Née y diversas especies pertenecientes a la familia Asteraceae, y los géneros *Agave*, *Stenocactus* y *Mammillaria*.

Uso de suelo y uso potencial de la tierra

La superficie total del municipio se encuentra categorizada como de Agricultura con el 8.1%, Zona urbana con 0.4%, Bosque con 50.4%, Matorral con 39.2% y Pastizal con 1.9%. Sobre el uso potencial de la tierra se considera como no apto para la agricultura al 100% de la superficie municipal, el 98% se considera apto para el aprovechamiento de la vegetación natural por el ganado caprino (INEGI, 2009; PM, 2017, 2019).

Hidrografía

El municipio se encuentra en la cuenca del Río Pánuco. Está regado por tres corrientes principales de agua que son el Río Santa Catarina, el Río Tierra Blanca y

el Río Victoria, además presenta numerosos arroyos de temporal. El Río Victoria penetra en el municipio por el Noreste y se une al Río Tierra Blanca para formar el Río Santa Catarina que al entrar en el territorio queretano se denomina Río Extóraz que es afluente del Río Moctezuma y este a su vez del Río Pánuco que desemboca en el Golfo de México (INEGI, 2009).

MATERIALES Y MÉTODOS

Toma de muestras

Para registrar completamente el área de estudio correspondiente al sistema forestal, se retiró la capa de hojarasca de la parte superior y se tomaron 15 muestras de diferentes sitios y con el mismo volumen (100g). Estas muestras se preservaron en bolsas plásticas que se colocaron en refrigeración hasta su posterior estudio. Previo a su evaluación se tamizó con una malla de poro 2 mm de apertura y se dejaron secar a temperatura ambiente siguiendo procedimientos estándar (Atlas y Bartha, 2001; Universidad de Córdoba, 2015).

Caracterización fisicoquímica del suelo

Para determinar las características químicas y físicas del suelo se siguieron procedimientos estándar que incluyen las pruebas de pH (potenciométricamente) capacidad de intercambio catiónico (método volumétrico del versenato), materia orgánica (método de Walkley y Black) y nutrientes: especies químicas de nitrógeno y fósforo (Hanna), todos los procedimientos se realizaron siguiendo el manual de Muñoz-Iniestra *et al.* (2013).

Caracterización de la comunidad microfúngica

Proceso de identificación taxonómica

Para comenzar el reconocimiento taxonómico de la comunidad microfúngica, se tomó un gramo de suelo y se colocó en 99 mL de agua destilada. De esta solución se tomaron 0.1 mL, mismos que se colocaron en medios de cultivo estándar para su crecimiento. El desarrollo de la técnica se llevó a cabo de acuerdo a Arenas (2003).

Aislamiento, purificación y microcultivos

Para establecer la riqueza taxonómica de inicio se contabilizaron las unidades formadoras de colonia (UFC) de los morfotipos siguiendo la metodología de Valencia

(1979), cada morfotipo identificado se aisló en agar papa dextrosa (PDA) sin antibiótico. Para preparar la identificación taxonómica se realizaron microcultivos en cámara húmeda para la observación al microscopio, siguiendo la metodología de Arenas (2003).

Reconocimiento taxonómico

La identificación se llevó a cabo hasta el nivel taxonómico de género, empleando literatura especializada y claves dicotómicas como Domsch *et al.* (1980), Barnett y Hunter (1981), Larone (2002), Malloch (2021).

Evaluación funcional y enzimática

Para determinar la actividad enzimática y la funcionalidad de la comunidad microfúngica se siguieron procedimientos estándar que incluyen las pruebas de amilasa, catalasa, quitinasa, celulasa, proteasa, fosfatasa, gelatinasa, amonificadores y solubilizadores de fosfato.

El diseño experimental se sintetiza en el siguiente diagrama de flujo:

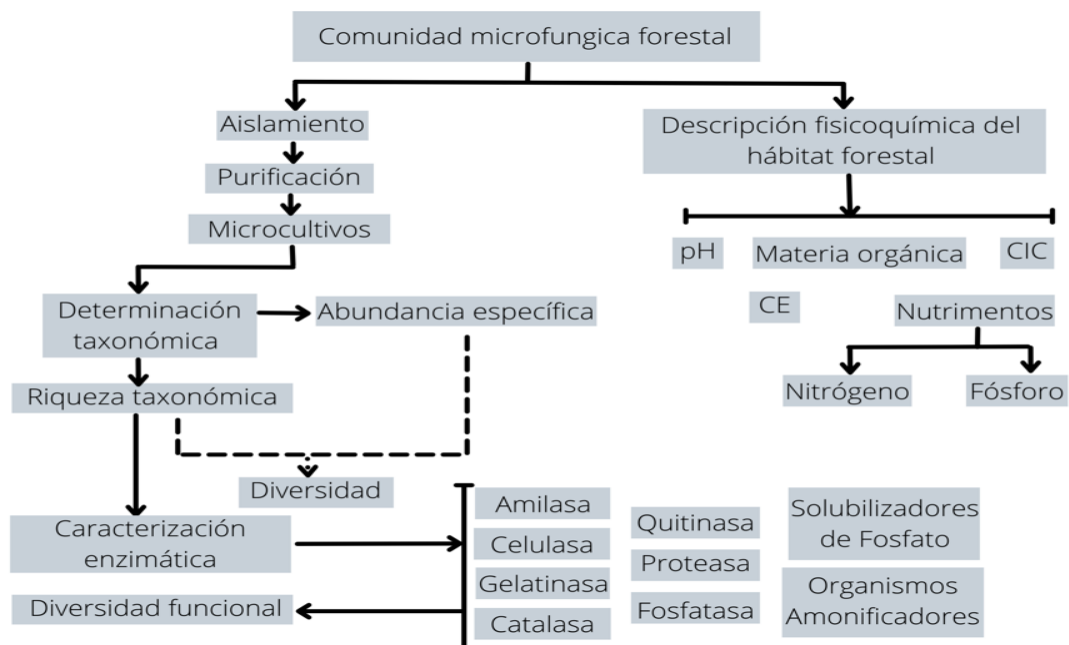


Figura 2. Variables del proyecto sobre la comunidad microfúngica y la evaluación enzimática específica en el sistema forestal de *Pinus-Bursera*.

RESULTADOS

En el ecosistema forestal de *Pinus* y *Bursera* la riqueza inicial registrada fue de 126 morfotipos de los cuales se determinaron 99 especies taxonómicas, con excepción de 7 indeterminadas (Tabla 1). Esta riqueza se agrupó en 11 órdenes, 14 familias y 17 géneros, siendo *Penicillium* y *Aspergillus* aquellos con mayor cantidad de morfotipos (*circa* 40%) (Figura 3). Cabe resaltar que los órdenes con menos representación son *Gliocladium*, *Sepedonium*, *Stachybotrys*, *Aureobasidium*, *Mortierella* y *Sporothrix*.

La riqueza está más asociada al microambiente de pino, representando el doble de su contraparte de *Bursera* (Figura 4).

En lo concerniente con la abundancia general (Unidades Formadoras de Colonias) se observa un predominio de tres géneros *Chaetomium*, *Penicillium* y *Botrytis*, mientras que la abundancia mínima se registró en el morfotipo de *Mortierella* (Figura 5a). En cuanto a la abundancia específica existe una relación *Chaetomium-Botrytis* y *Penicillium-Botrytis* para el microambiente de pino (5b) y *Bursera* respectivamente (5c). El microambiente también segrega a los géneros en cuanto a su abundancia: *Mortierella-Sporothrix* para pino y *Phoma* para *Bursera*.

En cuanto a la diversidad general (Shanon-Wiener) fue de 2.17 (Figura 5). En lo referente a los microambientes, *Pinus* presentó el valor más bajo de diversidad (0.25), en contraste con *Bursera* (1.75). Estos se correlacionan con los encontrados de equitatividad, siendo en general 0.47, 0.05 para Pino y 0.46 para *Bursera*.

Respecto al perfil enzimático, en general se encontró que la mayoría de especies expresan 6 respuestas enzimáticas (Tabla 2 y figura 6a). Mientras que para el microambiente de *P. cembroides* el género con mayor expresión enzimática es *Acremonium* con 9 enzimas (Figura 6b), para el microambiente de *Bursera spp.* los géneros con perfil enzimático más amplio son *Chaetomium* y *Sporothrix* con 8 enzimas (Figura 6c).

Adicionalmente al perfil enzimático, se encontraron diferencias en la velocidad de respuesta de cada una de las actividades enzimáticas (Figura 7a). En los microambientes de *P. cembroides* y *Bursera spp.* las expresiones más veloces corresponden a solubilizadores de fosfatos con 40 y 28 respectivamente, siendo celulasa y proteasa las enzimas menos expresadas respectivamente (Figuras 7b y 7c).

Orden	Familia	Morfortipo
Hypocreales	Hypocreaceae	<p data-bbox="1075 757 1246 786"><i>Acremonium</i></p> <p data-bbox="1038 808 1278 837"><i>Acremonium sp. 1</i></p> <p data-bbox="1038 860 1278 889"><i>Acremonium sp. 2</i></p> <p data-bbox="1038 911 1278 940"><i>Acremonium sp. 3</i></p> <p data-bbox="1038 963 1278 992"><i>Acremonium sp. 4</i></p> <p data-bbox="1038 1014 1278 1043"><i>Acremonium sp. 5</i></p> <p data-bbox="1038 1066 1278 1095"><i>Acremonium sp. 6</i></p> <p data-bbox="1038 1117 1278 1146"><i>Acremonium sp. 7</i></p> <p data-bbox="1038 1169 1278 1198"><i>Acremonium sp. 8</i></p> <p data-bbox="1038 1220 1278 1249"><i>Acremonium sp. 9</i></p> <p data-bbox="1038 1272 1278 1301"><i>Acremonium sp. 10</i></p> <p data-bbox="1038 1323 1278 1352"><i>Acremonium sp. 11</i></p> <p data-bbox="1038 1375 1278 1404"><i>Acremonium sp. 12</i></p> <p data-bbox="1038 1426 1278 1456"><i>Acremonium sp. 13</i></p> <p data-bbox="1038 1478 1278 1507"><i>Acremonium sp. 14</i></p> <p data-bbox="1038 1529 1278 1559"><i>Acremonium sp. 15</i></p> <p data-bbox="1038 1581 1278 1610"><i>Acremonium sp. 16</i></p> <p data-bbox="1075 1767 1246 1796"><i>Gliocladium</i></p> <p data-bbox="1038 1818 1278 1848"><i>Gliocladium sp. 1</i></p> <p data-bbox="1075 1933 1246 1962"><i>Sepedonium</i></p> <p data-bbox="1038 1984 1278 2013"><i>Sepedonium sp. 1</i></p>

Nectriaceae

Fusarium

Fusarium sp. 1

Fusarium sp. 2

Fusarium sp. 3

Fusarium sp. 4

Fusarium sp. 5

Stachybotryaceae

Stachybotrys

Stachybotrys sp. 1

Eurotiales

Aspergillaceae

Aspergillus

Aspergillus sp. 1

Aspergillus sp. 2

Aspergillus sp. 3

Aspergillus sp. 4

Aspergillus sp. 5

Aspergillus sp. 6

Aspergillus sp. 7

Aspergillus sp. 8

Aspergillus sp. 9

Aspergillus sp. 10

Aspergillus sp. 11

Aspergillus sp. 12

Aspergillus sp. 13

Aspergillus sp. 14

Aspergillus sp. 15

Aspergillus sp. 16

Aspergillus sp. 17

Aspergillus sp. 18

Penicillium

Penicillium sp. 1

Penicillium sp. 2

Penicillium sp. 3

Penicillium sp. 4

Penicillium sp. 5

Penicillium sp. 6

Penicillium sp. 7

Penicillium sp. 8

Penicillium sp. 9

Penicillium sp. 10

Penicillium sp. 11

Penicillium sp. 12

Penicillium sp. 13

Penicillium sp. 14

Penicillium sp. 15

Penicillium sp. 16

Penicillium sp. 17

Penicillium sp. 18

Penicillium sp. 19

Penicillium sp. 20

Penicillium sp. 21

Dothideales

Sacotheciaceae

Aureobasidium

Aureobasidium sp. 1

Onygenales

Ajellomycetaceae

Blastomyces

Blastomyces sp. 1

Blastomyces sp. 2

Onygenaceae

Chrysosporium

Chrysosporium sp. 1

Chrysosporium sp. 2

Chrysosporium sp. 3

Chrysosporium sp. 4

Helotiales

Sclerotiniaceae

Botrytis

Botrytis sp. 1

Botrytis sp. 2

Botrytis sp. 3

Botrytis sp. 4

Botrytis sp. 5

Botrytis sp. 6

Botrytis sp. 7

Botrytis sp. 8

Botrytis sp. 9

Botrytis sp. 10

Botrytis sp. 11

Sordariales

Chaetomiaceae

Chaetomium

Chaetomium sp. 1

Chaetomium sp. 2

Mortierellales

Mortierellaceae

		<i>Mortierella</i>
		<i>Mortierella sp. 1</i>
Pleosporales	Didymellaceae	
		<i>Phoma</i>
		<i>Phoma sp. 1</i>
		<i>Phoma sp. 2</i>
		<i>Phoma sp. 3</i>
Sporidiobolales	Sporidiobolaceae	
		<i>Rhodotorula</i>
		<i>Rhodotorula sp. 1</i>
		<i>Rhodotorula sp. 2</i>
Ophiostomatales	Ophiostomataceae	
		<i>Sporothrix</i>
		<i>Sporothrix sp. 1</i>
Glomerellales	Plectosphaerellaceae	
		<i>Verticillium</i>
		<i>Verticillium sp. 1</i>
		<i>Verticillium sp. 2</i>
		No identificados
		<i>n. d. sp. 1</i>
		<i>n. d. sp. 2</i>
		<i>n. d. sp. 3</i>
		<i>n. d. sp. 4</i>
		<i>n. d. sp. 5</i>

<i>n. d. sp. 6</i>		
<i>n. d. sp. 7</i>		
Total: 11	Total: 14	Total: 99

Tabla 1. Lista de especies encontradas. Géneros, órdenes y familias actualizadas obtenidas en Mycobank.

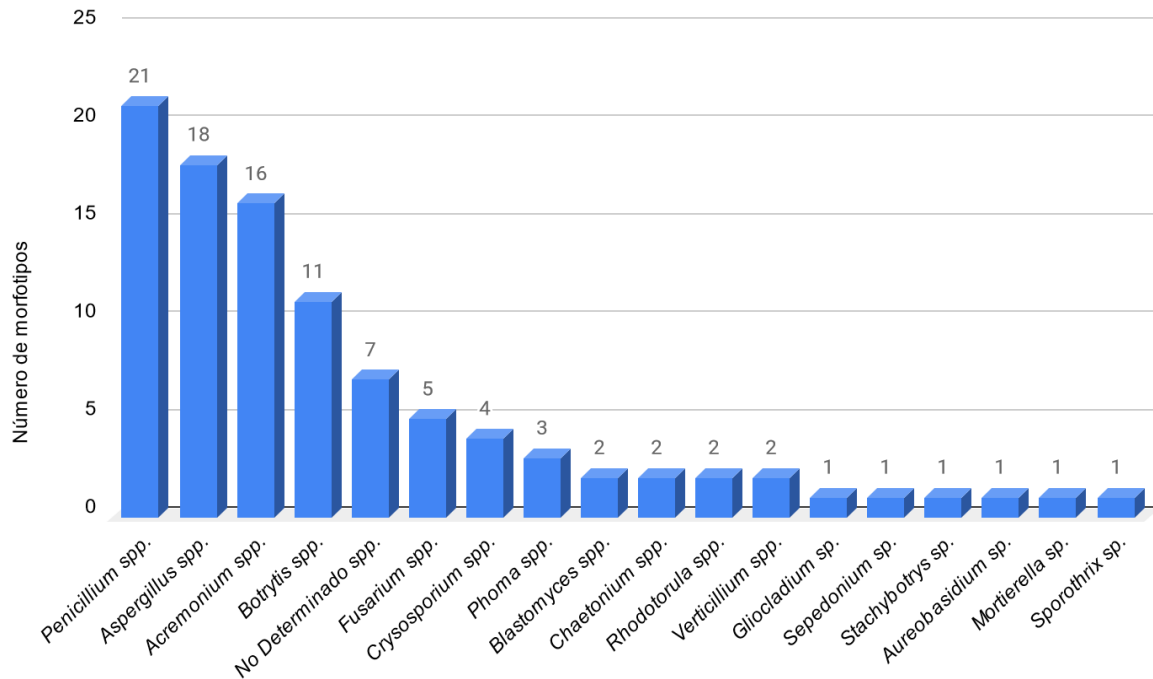


Figura 3. Cantidad de especies por género.

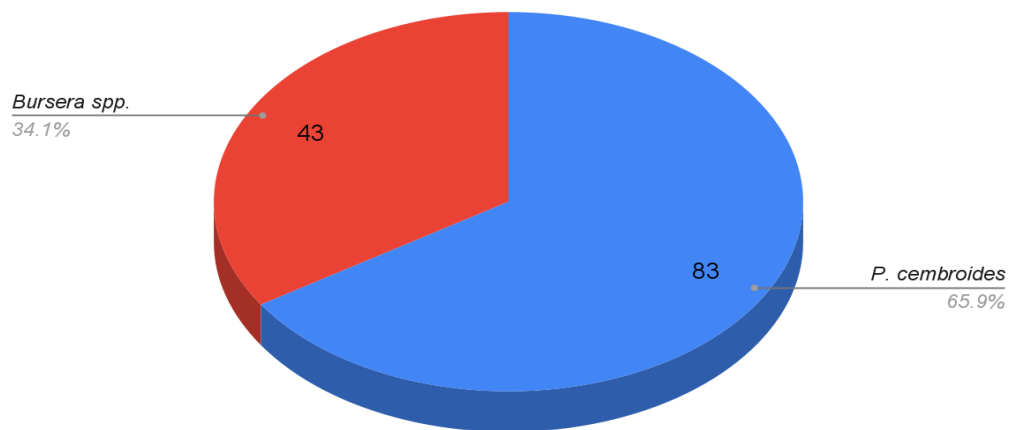


Figura 4. Riqueza de especies por microambiente estudiado.

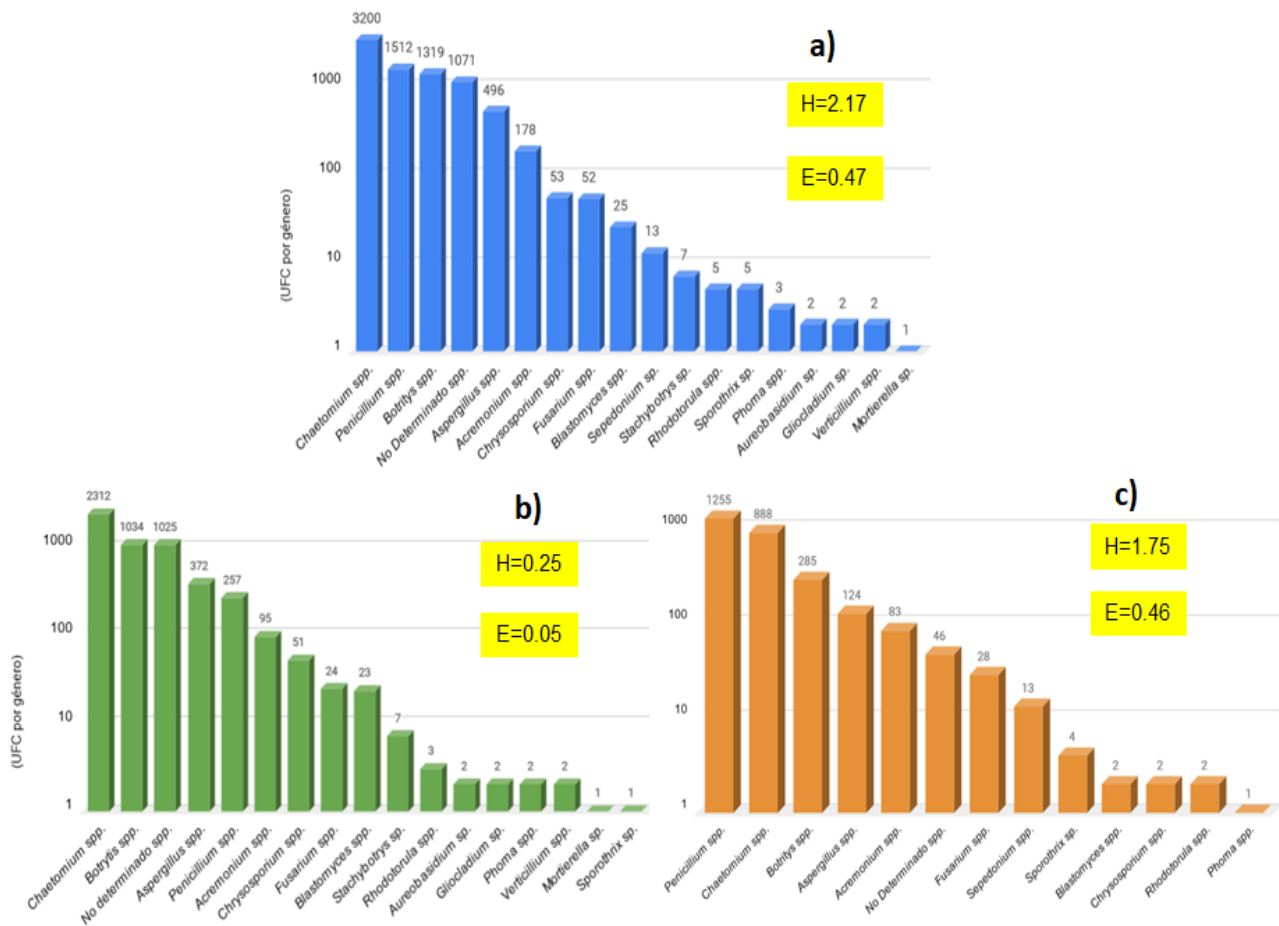


Figura 5. Abundancia general por géneros (a) y por microambiente Pinus (b) y Bursera (c); H= diversidad de Shannon-Wiener y E=equitatividad.

Especie	AMS	CTA	LPS	SOF	QTN	CEL	AMF	FOS	PrP
<i>Acremonium sp. 1</i>	+	+	+	+++	+++	++	+++	+	-
<i>Acremonium sp. 2</i>	+	-	-	+++	-	+	+++	+	-
<i>Acremonium sp. 3</i>	+++	+	-	-	+	-	+++	++	+
<i>Acremonium sp. 4</i>	++	+	+++	+++	+++	-	+	+++	+
<i>Acremonium sp. 5</i>	+	+++	+	+++	+	-	-	+	+

<i>Acremonium sp. 6</i>	-	+	++	+	++	+	+	++	-
<i>Acremonium sp. 7</i>	++	-	+++	-	++	-	+++	+++	+
<i>Acremonium sp. 8</i>	+	-	+	+++	-	+++	+++	+	-
<i>Acremonium sp. 9</i>	+++	-	-	-	+	-	+++	+	++
<i>Acremonium sp. 10</i>	+	-	++	+++	-	-	++	++	-
<i>Acremonium sp. 11</i>	++	+++	+++	++	+	-	++	+	-
<i>Acremonium sp. 12</i>	+++	+++	++	+++	+	-	+++	++	-
<i>Acremonium sp. 13</i>	+++	+	+++	+	++	-	-	+	-
<i>Acremonium sp. 14</i>	+	+++	+++	+++	+	+	+++	+	++
<i>Acremonium sp. 15</i>	+++	++	++	+++	+	-	+	+	-
<i>Acremonium sp. 16</i>	++	+++	+	-	+++	+	+++	+	+
<i>Aspergillus sp. 1</i>	+	++	-	+++	++	+++	+++	-	-
<i>Aspergillus sp. 2</i>	-	++	-	+++	+++	-	++	-	-
<i>Aspergillus sp. 3</i>	-	+++	-	+++	++	++	-	-	-
<i>Aspergillus sp. 4</i>	-	+	+	+++	++	+	+	-	-
<i>Aspergillus sp. 5</i>	-	+	-	-	+++	-	-	-	-
<i>Aspergillus sp. 6</i>	-	++	-	+++	+++	-	++	+	-
<i>Aspergillus sp. 7</i>	-	+++	+++	+++	-	+++	-	-	-
<i>Aspergillus sp. 8</i>	-	++	+	-	+	-	+++	-	+++
<i>Aspergillus sp. 9</i>	-	+	+	++	+++	-	+	-	-

<i>Aspergillus sp. 10</i>	-	+	+	++	+++	+	+	-	-
<i>Aspergillus sp. 11</i>	+++	++	-	+++	-	-	+++	+	+
<i>Aspergillus sp. 12</i>	-	+++	+	++	+++	-	+++	++	++
<i>Aspergillus sp. 13</i>	++	+	-	+	+++	-	+++	+++	+
<i>Aspergillus sp. 14</i>	+++	+	+	-	++	-	+++	-	+++
<i>Aspergillus sp. 15</i>	-	+	+	+++	++	-	+	-	-
<i>Aspergillus sp. 16</i>	+++	+++	+++	+++	+	+	-	+++	++
<i>Aspergillus sp. 17</i>	+	+++	+	+	+++	+++	+	+++	-
<i>Aspergillus sp. 18</i>	+++	+++	+	+++	+++	-	++	-	-
<i>Aureobasidium sp. 1</i>	+++	++	++	+++	+	-	++	-	+
<i>Blastomyces sp. 1</i>	+	+++	+	++	-	-	+	-	+
<i>Blastomyces sp. 1</i>	+++	+++	+	-	+	-	+	-	++
<i>Botrytis sp. 1</i>	++	++	+++	+++	+++	-	+	+	-
<i>Botrytis sp. 2</i>	+	+	-	-	++	-	-	+	+
<i>Botrytis sp. 3</i>	+++	+++	+	++	-	++	-	-	-
<i>Botrytis sp. 4</i>	+	-	-	+++	++	++	+++	+	+
<i>Botrytis sp. 5</i>	+++	+	-	-	+++	++	+	++	+
<i>Botrytis sp. 6</i>	+	+++	+++	+++	+++	+++	++	-	+++
<i>Botrytis sp. 7</i>	+	+++	++	+++	++	-	+	++	+++
<i>Botrytis sp. 8</i>	++	+++	+++	+++	+	+++	+	-	+

<i>Botrytis sp. 9</i>	++	+++	+++	++	++	-	+	-	-
<i>Botrytis sp. 10</i>	+	+++	+	+++	++	+	++	+	-
<i>Botrytis sp. 11</i>	+++	+++	+	+++	++	-	+	+	+
<i>Chaetomium sp. 1</i>	++	++	+++	+++	++	-	-	+	+
<i>Chaetomium sp. 2</i>	+	+++	+	+++	+	+	-	+++	+++
<i>Chrysosporium sp. 1</i>	+	++	+	+++	-	++	+	+	-
<i>Chrysosporium sp. 2</i>	-	+++	+	+++	-	-	++	-	+++
<i>Chrysosporium sp. 3</i>	++	+	-	+	+	-	+	++	++
<i>Chrysosporium sp. 4</i>	+	-	-	-	+++	-	+	+	++
<i>Fusarium sp. 1</i>	+	-	++	+++	+	-	+	+	-
<i>Fusarium sp. 2</i>	+	+	++	++	++	+	-	++	+++
<i>Fusarium sp. 3</i>	+++	+	+++	-	++	-	+++	+++	-
<i>Fusarium sp. 4</i>	-	-	+++	+++	+	-	+++	++	-
<i>Fusarium sp. 5</i>	+++	+	-	+	+	-	+++	+	+
<i>Gliocladium sp. 1</i>	++	-	+++	-	+	-	++	++	+
<i>Mortierella sp. 1</i>	+	+++	+++	+++	+	+	+	-	-
<i>n. d. sp 1</i>	+++	+++	++	++	+	-	+	-	-
<i>n. d. sp 2</i>	+++	+++	+++	+	+	-	+++	+	+++
<i>n. d. sp 3</i>	+++	+++	+++	++	++	-	++	+	-
<i>n. d. sp 4</i>	+++	+++	+	+++	+	-	+++	-	+++

<i>n. d. sp. 5</i>	+	++	-	+++	+++	-	+	++	+
<i>n. d. sp. 6</i>	+++	+	+	+++	++	-	+	+	+++
<i>n. d. sp. 7</i>	-	++	-	+++	+	-	+	-	+++
<i>Penicillium sp. 1</i>	-	++	+++	-	-	++	+	+	+
<i>Penicillium sp. 2</i>	+	-	-	+++	+	-	+	+	+
<i>Penicillium sp. 3</i>	+++	++	++	+	++	+++	+	+	+
<i>Penicillium sp. 4</i>	+	+	+	+	-	-	+	-	-
<i>Penicillium sp. 5</i>	+	+	-	+++	++	-	+	+	-
<i>Penicillium sp. 6</i>	+++	++	+	+++	+	+	++	-	+
<i>Penicillium sp. 7</i>	-	+	-	+++	++	-	++	++	+
<i>Penicillium sp. 8</i>	+	+++	++	++	+++	-	+++	+	-
<i>Penicillium sp. 9</i>	+++	+++	+++	++	+++	++	+	+	++
<i>Penicillium sp. 10</i>	+++	+++	-	+++	+++	+++	+	-	+
<i>Penicillium sp. 11</i>	+++	+++	-	+++	++	-	-	+	+++
<i>Penicillium sp. 12</i>	-	+	+	+	-	+	++	+	-
<i>Penicillium sp. 13</i>	-	+	+	+	++	-	+	+	-
<i>Penicillium sp. 14</i>	-	+	-	-	+	+	+	+	-
<i>Penicillium sp. 15</i>	-	+	-	+++	+++	++	+++	++	+
<i>Penicillium sp. 16</i>	+	+++	++	++	+++	-	+++	+	-
<i>Penicillium sp. 17</i>	+++	++	+	-	+++	-	+++	+	+

<i>Penicillium sp. 18</i>	++	-	++	-	+	-	++	++	+++
<i>Penicillium sp. 19</i>	++	+++	-	-	+	-	+++	+	+
<i>Penicillium sp. 20</i>	+	+++	-	+	++	-	+	-	+
<i>Penicillium sp. 21</i>	+++	+++	+	+++	+	++	+	++	-
<i>Phoma sp.1</i>	+	+++	+	+++	+++	-	++	-	-
<i>Phoma sp.2</i>	+	+	+++	+	++	-	-	-	-
<i>Phoma sp.3</i>	-	+++	-	-	+	-	++	+	+
<i>Rhodotorula sp. 1</i>	-	+++	+	+	+++	-	+	-	+++
<i>Rhodotorula sp. 2</i>	-	+++	+	+	+++	-	+	-	+++
<i>Sepedonium sp. 1</i>	+	-	++	+	+	+	+	+	-
<i>Sporothrix sp. 1</i>	+	+	+	+++	+++	+	+	+	-
<i>Stachybotrys sp. 1</i>	+	+	+	+++	-	-	+++	+	-
<i>Verticillium sp.1</i>	-	++	-	+++	++	-	++	++	+
<i>Verticillium sp.2</i>	-	++	-	-	++	+++	+	+	+

Tabla 2. Perfil enzimático general; (AMS)=Amilasa, (CTA)=Catalasa, (LPS)=Lipasa, (SOF)=Solubilizadores de fosfato, (QTN)=Quitinasa, (CEL)=Celulasa, (AMF)=Amonificadores, (FOS)=Fosfatasa, (PrP)=Proteasa; (+++)=intensidad de respuesta alta o rápida, (++)=intensidad media, (+)=intensidad leve o lenta y (-)=respuesta negativa.

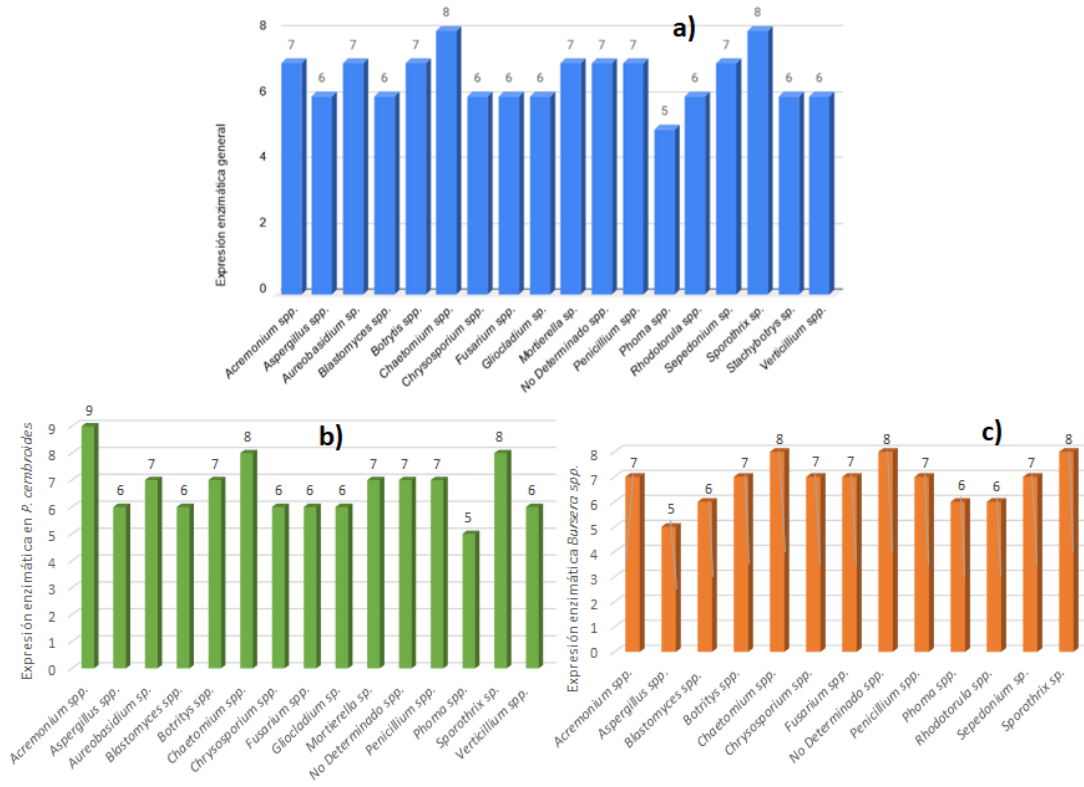


Figura 6. Expresión enzimática por género general (a) y por microambientes *P. cembroides* (b) y *Bursera* spp.(C).

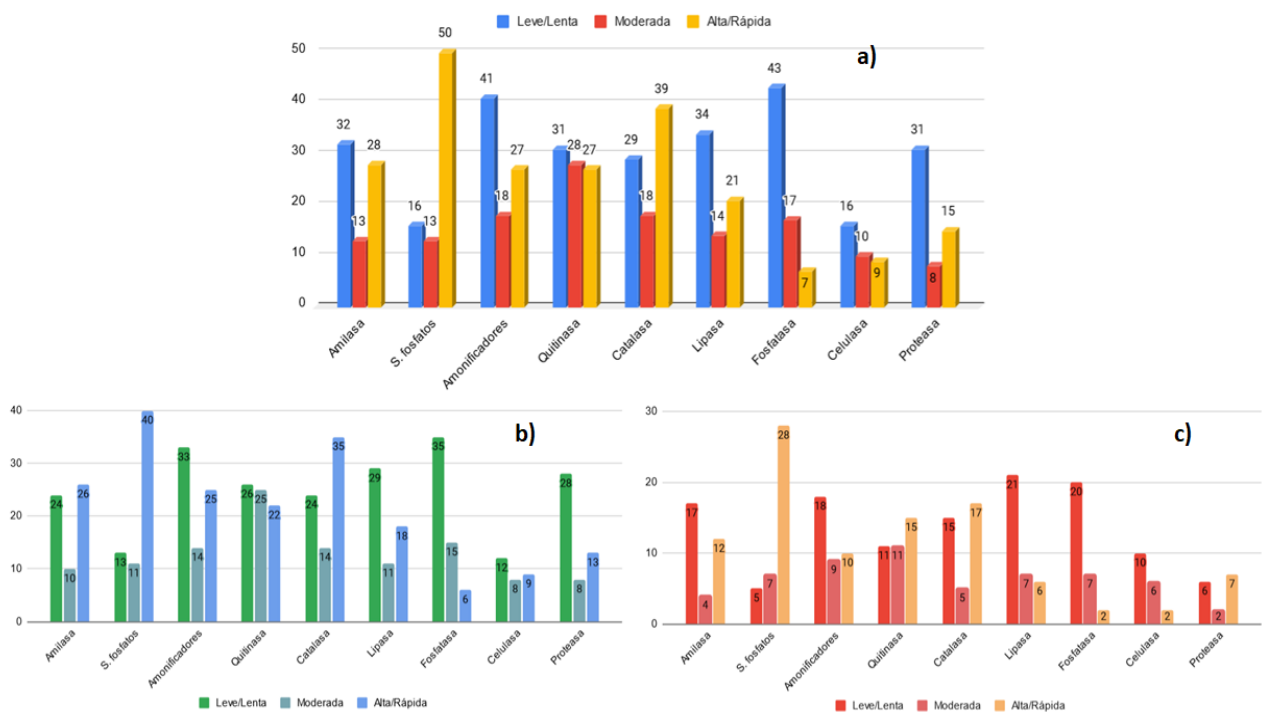


Figura 7. Intensidad de respuestas positivas general (a), el microambiente de *P. cembroides* (b) y *Bursera* spp. (c).

DISCUSIÓN

Los resultados mostraron una mayor representatividad de los taxa Ascomycota (circa 80%). Esto corresponde con lo encontrado por Egidi *et al.* (2019), donde los hongos pertenecientes a esta división fueron más dominantes en los suelos del mundo que los pertenecientes a Basidiomycota y Zygomycota. La distribución de estos y su dominancia podría estar relacionada a sus rasgos genéticos que les otorgan una alta tolerancia al estrés y habilidades competitivas como la producción de antibióticos (Egidi *et al.*, 2019).

En este trabajo se encontró una riqueza de 99 morfotipos de microhongos anamorfos edáficos asociados a *P. cembroides* y *Bursera spp.* (Tabla 1). Esta riqueza es similar a la reportada por Martínez (1999) en un bosque reforestado de *Pinus taeda* en un ciclo anual y de diferentes horizontes de suelo, con excepción taxonómicamente de *Pestalotiopsis* y *Alternaria*. No obstante, la anterior similitud en bosques templados de *Pinus*, en la comunidad de *P. sylvestris*, la composición de morfotipos fue ligeramente menor (circa 80%, Hayes, 1965). Cabe resaltar que en dichas investigaciones los grupos taxonómicos coincidieron. La diferencia en la cantidad de morfotipos encontrados en la literatura puede deberse a los factores fisicoquímicos del suelo (Arias, 2014). En la comunidad de *P. cembroides*, el leptosol es el suelo dominante en la zona de estudio y su profundidad es menor a comparación del presente en otras comunidades forestales. Al respecto, Soderstrom y Bááth (1978) encontraron que existen distintas comunidades presentes en los diferentes horizontes de suelo, estas comunidades tienen requerimientos específicos en función de la profundidad y la cantidad de materia orgánica presente. Lo que explica las diferencias en la riqueza en este trabajo. Por otra parte, estos resultados indican que las especies registradas parecen exhibir una distribución ambiental amplia, de acuerdo con la literatura.

La similitud de la riqueza encontrada puede deberse a que el tipo material orgánico disponible de diferentes especies de *Pinus* es parecido en su composición, esto impide la expresión y colonización de diferentes especies fúngicas en el suelo. Los hongos de los géneros encontrados en estos trabajos tienen la capacidad de soportar valores pH ácidos provenientes de la hojarasca de pino cuya composición

químico-nutritiva se caracteriza por ser pobre en calcio y nitrógeno y rica en resina, ceras y lignina (Schlatter y Otero, 1995). Al ser el leptosol el suelo dominante en la zona de estudio, la profundidad es menor a comparación del presente en otras comunidades forestales. Soderstrom y Bááth (1978) encontraron que existen distintas comunidades presentes en los diferentes horizontes de suelo, estas comunidades tienen requerimientos específicos en función de la profundidad y la cantidad de materia orgánica presente. Además, existen diferencias climáticas, en donde la temperatura favorece la actividad respiratoria de algunos de los microhongos y la humedad actúa como modificador secundario produciendo variaciones en la disponibilidad del sustrato y la actividad enzimática de los hongos (Martínez, 1999).

Por otro lado, se encontró una menor riqueza en el microambiente de *Bursera spp.* (Figura 4). Por lo que es importante resaltar que la resina y corteza de estos se compone de carbohidratos, terpenos, saponinas y flavonoides y en promedio presentan un pH de 8.5 (Núñez, 2015; Reynoso-Orozco, *et al.*, 2008), el pH altamente alcalino que aporta este árbol es un factor determinante en la cantidad de especies presentes, ya que de acuerdo con el pH del suelo óptimo para los hongos oscila entre 4.4 y 5.5. Esta característica explica por qué se encontró una menor cantidad de morfotipos en el suelo adyacentes a estos árboles (únicamente 43 especies). Además, los copales pueden producir más de 8,000 metabolitos secundarios cuando son sometidos a condiciones de estrés (poca humedad), siendo los principales las antocianinas, chalconas, flavanonas, flavonas, flavonoides e isoflavonoides (Panche *et al.*, 2016). De estos la florizina y quercetina, presentes en hojas, tallos y resinas, han demostrado tener propiedades antifúngicas eficientes, específicamente contra el género *Fusarium* (Sánchez-Monroy *et al.*, 2020).

En cuanto a la abundancia general de la comunidad de hongos anamorfos (Figura 5a), se registró una abundancia que podría ser considerada alta en relación a lo reportado por Arias *et al.* (2015), quienes estimaron en un Bosque Mesófilo de Montaña poco perturbado. Esta diferencia en la abundancia puede deberse a la diferencia de cantidad de materia orgánica en suelos maduros que favorece la proliferación de grupos fúngicos (Samaniego y Chew, 2007). Además, otro factor adicional es la modificación de las condiciones de vegetación, humedad y nutrientes, en sistemas forestales perturbados. También se observa un predominio de los

géneros *Chaetomium*, *Penicillium* y *Botrytis* (Figura 5a). Esto contrasta con lo encontrado por Mendoza y Torres (2016), cuyo trabajo muestra a *Aspergillus* y *Fusarium* como los más abundantes. La abundancia de especies de los géneros *Chaetomium*, *Penicillium* y *Botrytis* puede explicarse dado que sus miembros se caracterizan por poseer estructuras de reproducción que facilitan su dispersión (macro y microconidias) (Garcés de Granada *et al.*, 2001) y poseen adaptaciones que les permiten enfrentar condiciones adversas. El predominio de morfotipos de *Botrytis* y *Penicillium* podría deberse a sus adaptaciones morfoestructurales y habilidades de competencia. Al respecto, las especies de estos géneros se caracterizan por presentar clamidosporas altamente resistentes a las condiciones adversas del ambiente y son capaces de secretar toxinas que inhiben el crecimiento de otros organismos microscópicos y plantas (Garcés de Granada *et al.*, 2001). Adaptaciones semejantes explicarían las abundancias también de *Penicillium* que incluyen proteínas antifúngicas (Guerrero, 2006).

En cuanto a la abundancia específica según microambientes, la abundancia general fue mayor para el microambiente de pino (Figura 5b), esto es diferente a lo encontrado por Marmolejo (2018) quien registró una abundancia menor para otras comunidades vegetales de pináceas incluidas la de *P. cembroides*. Esta diferencia puede deberse a que de acuerdo con Rosenbrock *et al.* (1995) conforme avanza la degradación de la hojarasca de pino disminuye la abundancia de microhongos. A pesar que *P. cembroides* aporta menos cantidad de biomasa orgánica debido a que el largo de sus acículas es considerablemente menor al de otras especies de pino (Marmolejo, 2018), este aporte, el principal generador de materia orgánica en la comunidad forestal de Santa Catarina, por lo que esto explicaría la mayor abundancia de las comunidades fúngicas asociadas a este pino en el área de estudio. En este mismo ambiente, se observó la mayor abundancia de *Chaetomium* y *Botrytis*. Las especies del género *Chaetomium* pueden producir una gran cantidad de micelio que fungirá como sustrato para otros grupos fúngicos, posteriormente Kanotra y Mathur, 1955.

Respecto a la abundancia específica encontrada en el microambiente de *Bursera spp.* (Figura 5c), esta fue menor a la encontrada en *P. cembroides*. Esto concuerda con lo reportado por Gómez-Cornelio y Morón-Ríos (2018) donde se

encontró una baja abundancia en los hongos asociados a *B. simaruba*, los árboles de este género se caracterizan por ser resinosos, esta resina contiene fenoles que inhibe el crecimiento fúngico y es altamente alcalino (Paulus *et al.*, 2006) dificultando la colonización del suelo por hongos saprobios. *Penicillium* y *Botrytis* fueron los géneros con mayor abundancia en este microambiente, por lo que, las especies de estos géneros tienen la especificidad y capacidad para desarrollarse asimilando los fenoles provenientes de la resina de los copales. Por lo tanto, la abundancia de las especies fúngicas depende de la identidad de las hojas y cortezas de las plantas a las que se encuentren asociadas. Otro factor determinante son las características morfofisiológicas de *Penicillium* y *Botrytis*, estos hongos son saprobios y patógenos facultativos, de fácil reproducción y esporulación (Gómez-Cornelio y Morón-Ríos 2018).

La diversidad general encontrada en este trabajo fue de media baja (Figura 5), a pesar de ser un sitio poco perturbado, ya que de acuerdo con Samaniego y Chew (2007) una diversidad microfúngica baja es común de sitios con actividad humana, principalmente en donde se lleva a cabo actividades agrícolas ya que estas actividades modifican las condiciones de vegetación, humedad y nutrientes en el suelo, de tal manera que alteran la estructura de la micobiota. La diversidad media baja de microhongos en esta región puede deberse a los bajos niveles de precipitación en la zona que impiden la sucesión fúngica durante la descomposición de la materia orgánica (Flanagan, 1981). De acuerdo con Martínez (1999), la homogeneidad del sistema forestal en donde se realiza el estudio es otro factor determinante de la diversidad, ya que al estar conformado principalmente por una sola especie de pino favorece la dominancia de aquellos hongos capaces de aprovechar la materia orgánica de estos árboles al ser capaces de descomponer sustancias recalcitrantes. En el caso de *Bursera*, los fenoles presentes en su resina, hojas y cortezas podrían interferir en la presencia de algunos grupos fúngicos (Sánchez-Monroy *et al.*, 2020). Otro factor a considerar es la competencia entre microhongos, algunos de los hongos encontrados en este trabajo como dominantes (*Penicillium*) tienen la capacidad de secretar toxinas antifúngicas que dificultarían la presencia de diferentes especies y son capaces de reproducirse incluso bajo condiciones de estrés hídrico (*Aspergillus*) (Garcés de Granada *et al.*, 2001).

La diversidad más baja se encontró en el microambiente de pino (Figura 5b). De acuerdo con Schlatter y Otero (1995), esto puede explicarse a que por la composición de la materia orgánica proveniente de los pinos se caracteriza por estar conformada por materiales recalcitrantes que se descomponen lentamente en comparación con otro tipo de materia orgánica. Esto genera que se acumulen elementos que interfieren en el balance nutritivo general del ecosistema provocando un menor nivel de Ca y mayor relación C/N. Este microambiente favorece el aumento considerable del número de individuos de ciertos géneros capaces de aprovechar la hojarasca de pino, causando un desequilibrio. En el caso del microambiente de *Bursera spp.* (Figura 5c), la diversidad fue más alta que en el de pino, esto puede deberse a que la materia orgánica proveniente de estos árboles proporciona diferentes sustancias aprovechables para los microhongos, como carbohidratos, saponinas y celulosa, a pesar de ser una fuente importante de terpenos que poseen una actividad antifúngica (Núñez, 2015; Reynoso-Orozco, *et al.*, 2008).

La baja diversidad reportada en este trabajo indica dominancia de algunos grupos fúngicos, como son los pertenecientes a los géneros de *Penicillium*, *Acremonium* y *Chaetomium* (Figura 3) que son capaces de degradar lignina y celulosa, dejando disponibles nutrientes derivados de su digestión para que otros grupos de microhongos los utilicen y soportar grandes cantidades de minerales. Además, las especies del género *Chaetomium* pueden producir una gran cantidad de micelio en sustratos donde la celulosa es la única fuente de carbono, estableciendo asociaciones mutualistas con otros hongos (Kanotra y Mathur, 1955). Esto indica que el suelo de este sistema forestal se desempeña como un ecosistema funcional y estable, con un ciclo interno de nutrientes en el que participa esta diversidad microfúngica formando grupos funcionales (Larena *et al.*, 2006).

Dentro de esta diversidad microfúngica, destaca *Aspergillus*, este género a pesar de no presentar mayor abundancia (Figura 3), registró un mayor número de morfotipos, esto demuestra la capacidad de estos hongos para acoplarse a diferentes sustratos y a condiciones adversas en el suelo. Este género es reportado como saprófito facultativo, capaz de secretar una amplia gama de enzimas al ambiente (Tabla 2), siendo las más comunes: tanasa, α -amilasa, oxidasa, catalasa, deshidrogenasa, hidrolasa, celulasa y pectinasa. A pesar de soportar rangos amplios

de temperatura, este género depende directamente de la humedad relativa en el sustrato, lo que explica sus niveles bajos de UFC (Mendoza y Torres, 2016; Gómez-Rojas *et al.*, 2021). También se ha encontrado que *Aspergillus* es auxiliar en la formación de micorrizas, ya que sus residuos metabólicos están implicados en la estimulación del crecimiento de estas, aunque esta relación depende de la planta hospedera (Fracchia, 2002).

Respecto al perfil enzimático encontrado para la comunidad microfúngica de Santa Catarina la comunidad resulta poco especializada (Tabla 2), con actividades enzimáticas de sustratos no específicos y apta para degradar diferentes sustancias simples. Además de encontrarse un grupo poco diverso de microhongos capaces de romper moléculas más complejas como la lignina o la quitina (Monroy-Ata y Ramírez-Saldívar, 2018; Mora-Gomez *et al.* 2016; Saiz-Jimenez, 1984; Valenzuela *et al.* 2001; Yamashita *et al.*, 2012). Este patrón enzimático se puede observar en el promedio de respuestas enzimáticas positivas (Figura 6). Como es el caso de *Acremonium sp.14*, que presentó el perfil enzimático más amplio (100% de respuestas positivas) y aunque con diferentes intensidades puede intervenir en la degradación de diferentes sustratos durante todo el proceso de sucesión ecológica (Söderström 1979).

Los principales factores que inciden en la sucesión ecológica son las condiciones edáficas y el manejo del sistema forestal, como reportan Sieber-Canavesi y Sieber (1993). Además, los patrones de sucesión de las comunidades de microhongos presentes en bosques de coníferas templados y el encontrado en el sistema forestal de Santa Catarina son similares. Esto indica que la proporción entre saprobios y parásitos patógenos en el bosque de *P. cembroides* estudiado evidencia la salud y equilibrio del ecosistema. Por ejemplo, los morfotipos pertenecientes al género *Botrytis*, que de acuerdo con Quinatoa (2015), estos hongos son patógenos facultativos, que se pueden encontrar habitando el suelo. Sin embargo, en este ecosistema las condiciones bióticas y abióticas favorecen su metabolismo de tipo saprobio.

Además, existe una relación directamente proporcional en la frecuencia de aparición de especies de microhongos en las diferentes etapas sucesionales con el avance de la degradación de la hojarasca y la procedencia de esta (Sieber-Canavesi

y Sieber, 1993). El sistema forestal de Santa Catarina se caracteriza por poseer pocas fuentes de materia orgánica, siendo las principales el *P. cembroides* y los diferentes copales, favoreciendo el establecimiento de géneros en ciertas etapas sucesionales ecológicas.

La actividad enzimática de los microhongos evaluada en este trabajo es parte de los ciclos de carbono, nitrógeno y fósforo. En general las enzimas del microambiente de *P. cembroides* y *Bursera spp.* más expresadas por la comunidad de hongos anamorfos son amonificadores, quitinasa y catalasa (Figura 7). Los hongos amonificadores pueden ser abundantes ya que esta actividad no requiere sustratos específicos, lo que permite a estos aprovechar la poca cantidad de materia orgánica que existe en el sistema forestal, liberando sustancias en la rizósfera de las plantas (Alexander, 1984). En el caso de la quitinasa, esta necesita sustratos más específicos como exoesqueletos de artrópodos e incluso paredes celulares de hongos y bacterias Castro *et al.*, 2011, por lo que, su nivel de presencia alto puede deberse a que en el bosque de Santa Catarina las fuentes de materia orgánica son limitantes y favorece el establecimiento de hongos capaces de utilizar materiales recalcitrantes. Este es el caso de *Penicillium*, que es uno de los géneros con mayor representación (Figura 3), de acuerdo con Jiménez (2016) las especies pertenecientes a este género poseen una actividad quitinolítica acelerada y constante, por lo que podrían representar una oportunidad contra otros hongos patógenos como *Botrytis sp.* En el caso de la catalasa, esta evidencia a las peroxidasas provenientes de la degradación de las ligninas. En consecuencia, los microhongos aptos para aprovechar la lignina proveniente de las acículas de pino y hojas de copales, se ven favorecidos (Figura 7). En contraste, la baja cantidad de organismos celulolíticos en ambos microambientes estudiados puede deberse a la saturación del suelo con lignina, ya que esta actuará como barrera y no permitirá la hidrólisis de la misma (Albernas-Carbajal, 2014).

Finalmente, cabe resaltar que los resultados obtenidos en este estudio son puntuales. Se espera que en un futuro se haga un seguimiento a lo largo de diferentes lapsos de tiempo o temporadas, con el fin de entender el metabolismo y papel de los microhongos en los ecosistemas.

Con base los resultados y la literatura documentada se pueden percibir las siguientes implicaciones de este trabajo: en una visión general se puede observar que la mayor parte de los microhongos son saprobios (*circa* del 50%), donde de 10 morfotipos, cinco son saprobias, tres patógenas y/o parásitos y dos mutualistas (Figura 8).

En el sistema forestal de *P. cembroides* se comporta como saprobia (39%), esto puede deberse a que la mayoría de los microhongos poseen una amplia gama de enzimas que les permiten degradar una diversidad de sustratos (Tabla anexa). A pesar de que se reporta que el 30% de los hongos encontrados en las tres etapas sucesionales ecológicas (Figura 8 y 9) pueden ser potencialmente patógenos y/o parásitos, estos no se comportaron como tal en el sistema forestal de Santa Catarina ya que las condiciones bióticas y abióticas favorecieron su comportamiento saprobio. Este comportamiento se puede observar en los morfotipos pertenecientes a los géneros *Botrytis*, *Fusarium*, *Aspergillus* y *Penicillium* (Harley, 1948), como el caso reportado por Serrat *et al.* (2010) donde *Penicillium marneffe* una especie normalmente saprobia edáfica en bosques templados, que actualmente dado la pérdida de su hábitat ha comenzado a causar micosis en seres humanos.

En la estructura de la comunidad forestal se observa un número bajo de organismos mutualistas (Figura 8), a pesar que una gran cantidad de hongos son capaces de formar asociaciones de este tipo con el grupo de los pinos (Barroetaveña y Rajchenberg, 2003), es posible que se dificulte su establecimiento por las condiciones adversas del clima y el suelo (temperatura, humedad y profundidad del suelo, textura arenosa) (Burns 1983; Herrera, 2005; Lutzoni *et al.*, 2004), los porcentajes de humedad reportados fueron bajos que coinciden con lo reportado en este trabajo, por lo que las especies reportadas se pudieron haber recolectado a nivel de espora.

En cuanto a las etapas sucesionales (Figura 9), se encontró un mayor número de hongos de acción temprana, esto podría deberse a que la gran mayoría de estos son capaces de aprovechar sustratos más variados y fáciles de degradar (Gómez-Cornelio y Morón-Ríos (2018)), como azúcares, ácidos orgánicos y alcoholes que provienen principalmente de hojas descompuestas de *Pinus* y *Bursera*, así como la

corteza de esta última, especies típicas de esta etapa son (Figura 12). El grupo de menor representación fue el de microhongos de acción tardía. Esto podría deberse a que sólo algunos grupos de hongos son capaces de aprovechar las moléculas complejas como la lignina y la quitina proveniente de insectos (Castro *et al.*, 2011). Este es el caso de los morfotipos pertenecientes a *Chaetomium* (Tabla 2), este es un género cuyas especies se reportan de distribución amplia en diversas investigaciones, capaz de establecerse en diferentes sustratos carbonatados y con fuentes de carbono limitadas, típicos de comunidades vegetales lignificadas tal como sucede con las acículas de los pinos (Kanotha y Mathur, 1955).

En la estructura general de los microhongos (Figura 10), más del 50% de los géneros reportados en este trabajo tienen morfotipos dentro de las tres etapas sucesionales ecológicas, siendo los más representativos *Penicillium*, *Acremonium* y *Aspergillus*. Esto concuerda con lo reportado por Gutiérrez-Correa y Johncon (2006), los hongos pertenecientes a *Penicillium* pueden soportar condiciones adversas como un clima con poca humedad y un suelo incipiente. Mientras que los géneros *Aureobasidium* y *Stachybotris* fueron los menos representativos con sólo un morfotipo en la etapa temprana de la sucesión ecológica. Esto concuerda con lo encontrado por Gualdón-Arenas *et al.* (1997) donde los hongos pertenecientes a *Aureobasidium* fueron más dominantes en los horizontes de suelo maduro con la mayor cantidad de materia orgánica y la diversidad de dónde proviene esta.

En lo concerniente a la distribución de las especies por etapas sucesionales, parece existir una relación de especie específica por etapa sucesional (Figura 11). Donde en el microambiente de pino se observa un incremento de morfotipos para la etapa tardía. Esto puede deberse a que dentro de este microambiente se encuentran hongos capaces de aprovechar la lignina como son *Penicillium*, *Acremonium*, *Aspergillus* y *Botrytis*. Los morfotipos de estos géneros se caracterizan por tener un perfil enzimático amplio (Tabla 2) y gran capacidad competitiva como la producción de clamidosporas y la secreción de compuestos antibacterianos y antifúngicos (Garcés de Granada *et al.*, 2001). También se puede observar que existen diferencias entre los microambientes por el sustrato (Figura 10), donde los hongos saprobios fueron los dominantes en ambos microambientes. Sin embargo, en el microambiente de *P. cembroides* se registró una mayor cantidad de hongos micorrízicos, esto

concuera con lo encontrado por Barroetaveña y Rajchenberg (2003), donde los pinos se caracterizan por presentar una gran cantidad de micorrizas en sus diferentes etapas.

Finalmente, en la distribución de microhongos por sustrato en las diferentes etapas sucesionales (Figura 12), los hongos saprobios son los más abundantes en las tres etapas. Esto puede deberse a que los hongos registrados en este trabajo poseen perfiles enzimáticos amplios (Tabla 2), lo que les permite aprovechar una gran cantidad de sustratos. En contraste, los hongos menos representativos son los mutualistas tardíos, esto concuerda con lo reportado por Carrillo (2003), ya que, al tener características incipientes en el suelo del sistema forestal de Santa Catarina, se puede dificultar el establecimiento de estas interacciones.

Estos señalamientos son susceptibles de confirmación o complementación en trabajos futuros.

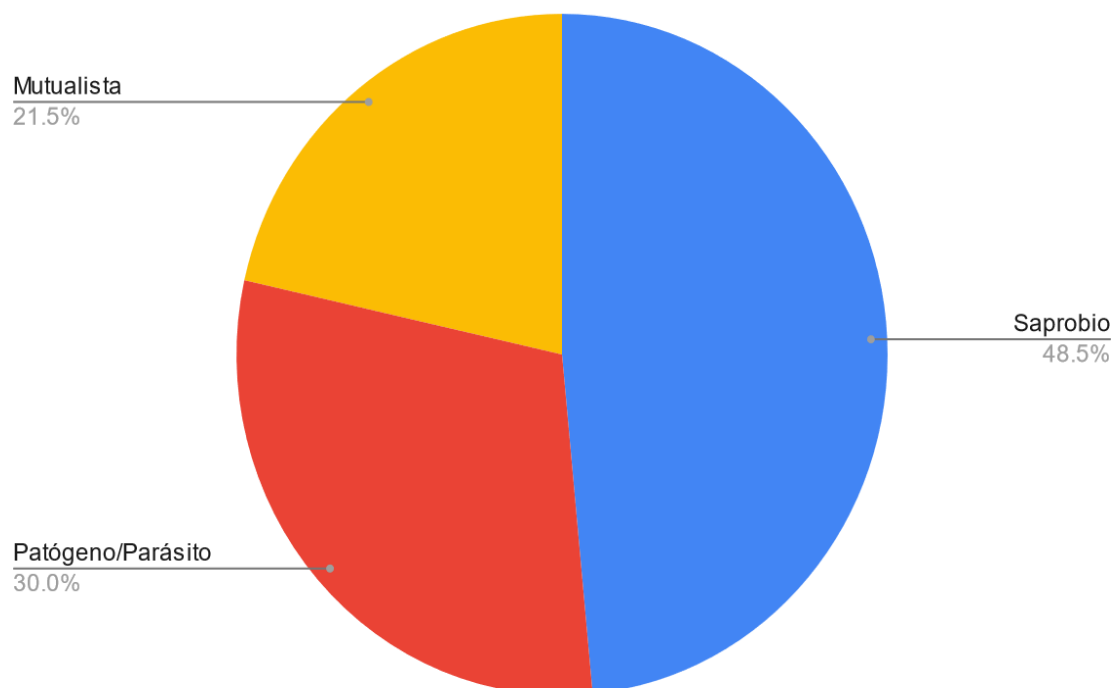


Figura 8. Estructura general de la comunidad de microhongos de acuerdo a su sustrato.

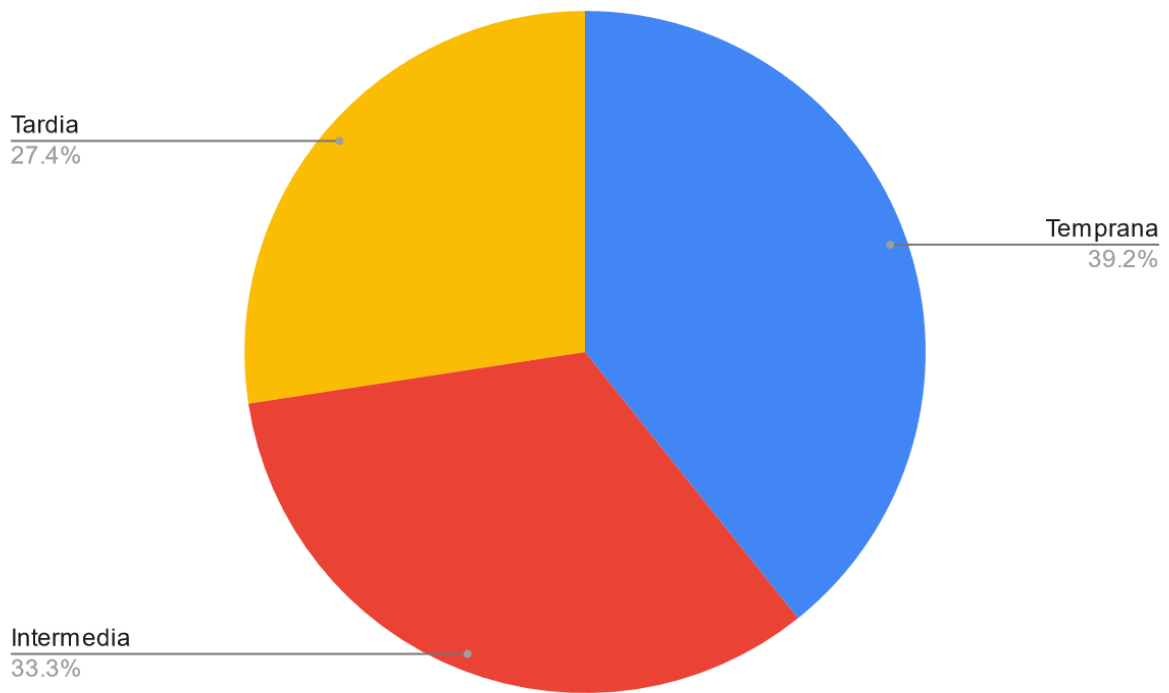


Figura 9. Estructura general de la comunidad microhongos según etapas sucesionales ecológicas

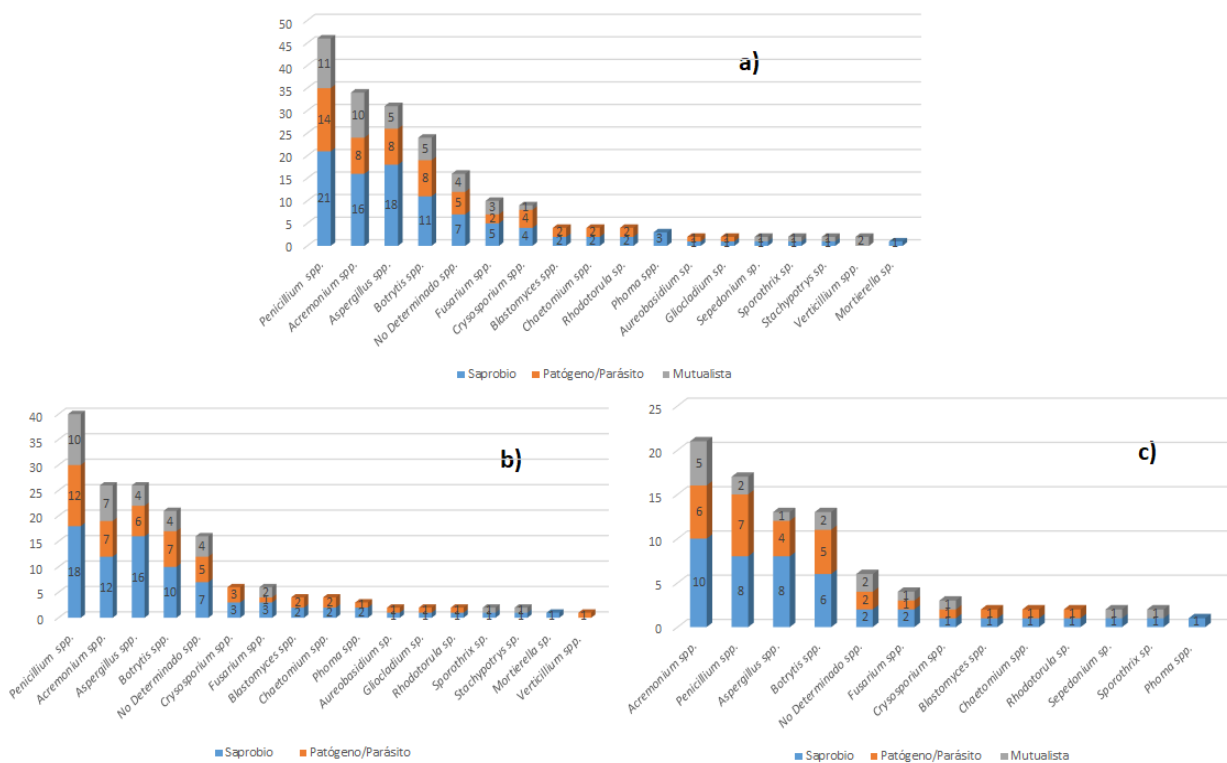


Figura 10. Estructura general de la comunidad de microhongos de acuerdo al sustrato (a), del microambiente de *P. cembroides* (b) y de *Bursera spp.* (c).

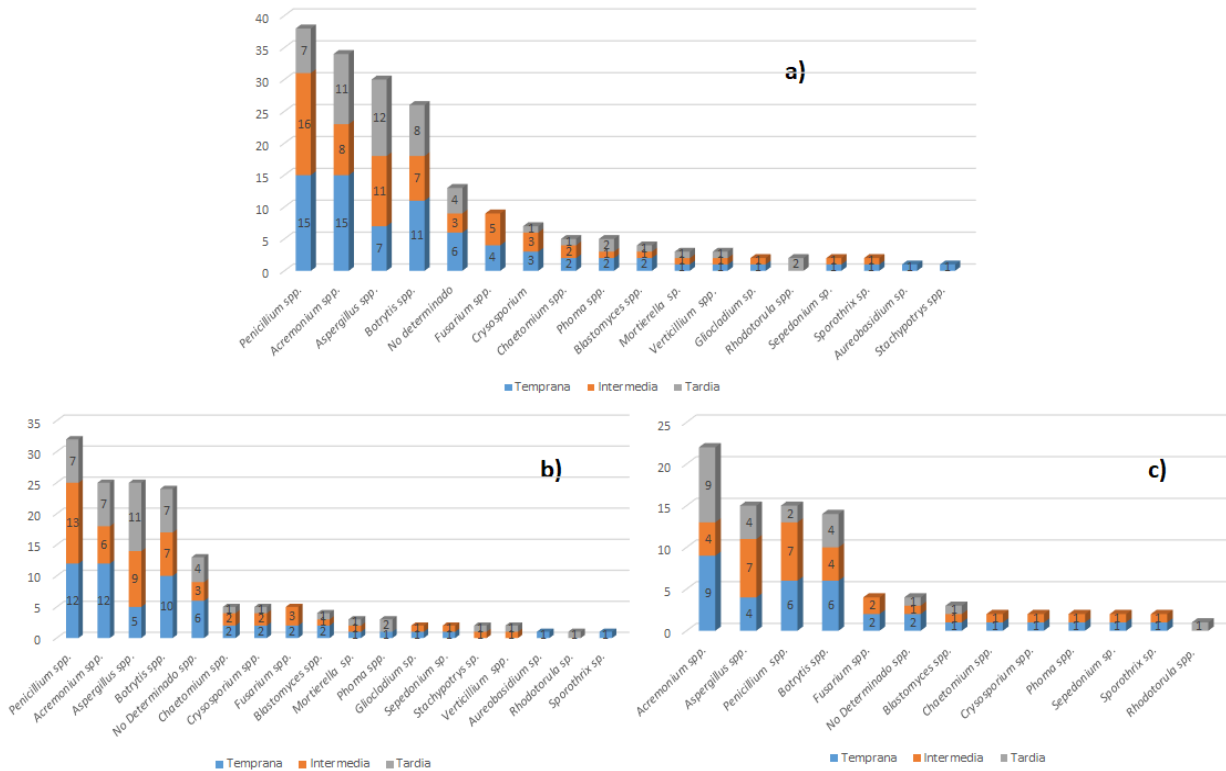


Figura 11. Estructura general de la comunidad de hongos anamorfos de acuerdo a su presencia en las etapas sucesionales ecológicas (a), del microambiente de *P. cembroides* (b) y de *Bursera spp.* (c).

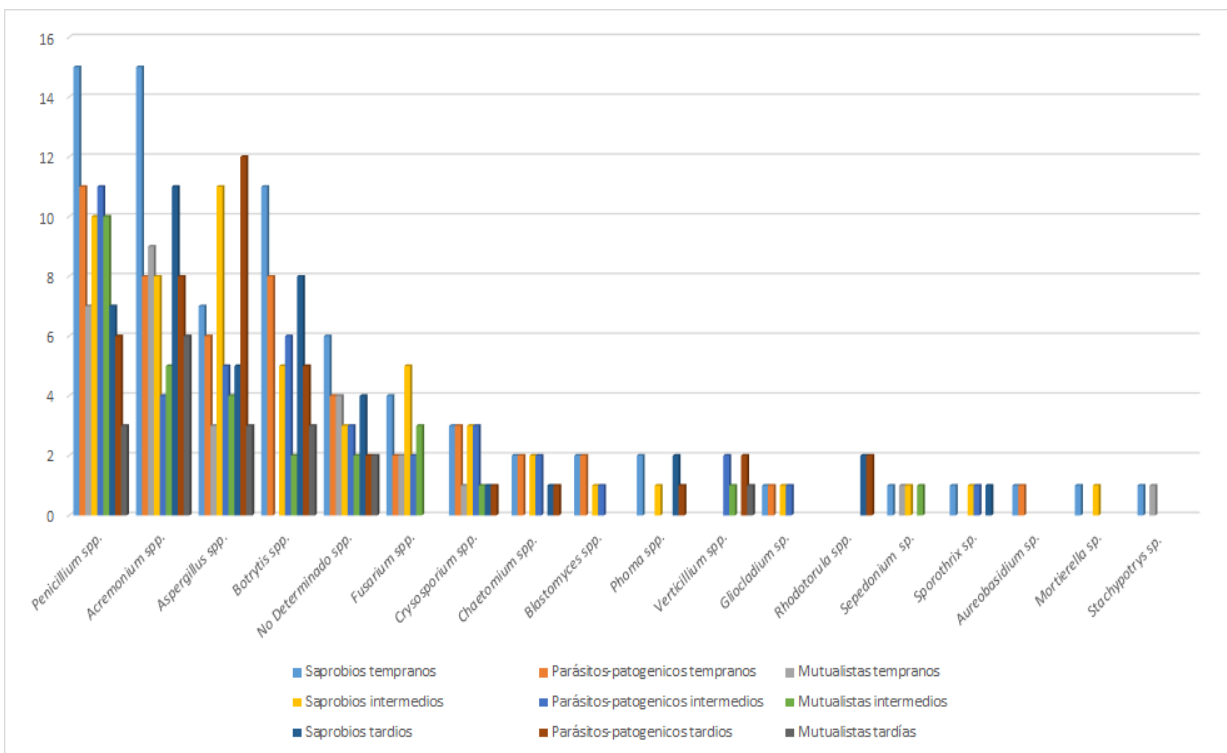


Figura 12. Dinámica de la comunidad de hongos anamórficos por etapas sucesionales ecológicas.

CONCLUSIONES

- La presente investigación mostró una alta riqueza de microhongos en la comunidad del bosque templado con asociación de *Pinus-Bursera*
- La mayor variación de morfotipos pertenecen a los géneros *Penicillium* y *Aspergillus*. Mientras que aquellos con menor representación son *Gliocladium*, *Sepedonium*, *Stachybotrys*, *Aureobasidium*, *Mortierella* y *Sporothrix*.
- La riqueza reportada en este trabajo tiene relación entre las comunidades fúngicas y la composición vegetal del entorno, siendo mayor en el microambiente de pino.
- *Chaetomium*, *Penicillium* y *Botrytis* son los géneros más abundantes. En tanto que, *Mortierella* es el género con menor frecuencia.
- Tanto el microambiente de *P. cembroides* como el de *Bursera spp.* presentaron una diversidad media baja.
- El intervalo registrado de enzimas de los 99 morfotipos determinado por la cantidad y origen del sustrato osciló entre 2 y 9 correspondientes a *Aspergillus sp.* 5 y *Acremonium sp.* 14 respectivamente, siendo seis el promedio. Presentándose una estructura general de la comunidad de organismos saprobios.
- La colonización de los microhongos corresponde con organismos de la etapa temprana. La estructura de la comunidad de hongos anamorfos está relacionada con las etapas sucesionales ecológicas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Albernas-Carvajal, Y., Corsano, G., Mesa, L., Santos, R. y Gonzáles, E. (2014). Estudio de la cinética de la hidrólisis enzimática del bagazo pretratado. *Rev. Afinidad*, 72.

Alexander M. (1994). *Introducción a la Microbiología de Suelos*. Editor S. A. México.

Alexopoulos, C. y Mims, C. (1985). *Introducción a la Micología*, edición en español. Ediciones Omega

Alvear, M., Urra, C., Huaquilao, R., Astorga, M. y Reyes, F. (2007). Biological activities and aggregates stability in a soil from Chilean temperate forest under two successional stages and seasonal changes. *R.C. Suelo Nutr. Veg.*, 7(3), 38-50.

Arce-Torres, L., Gómez-Díaz, I., Monge-Artavia, M., y Prado-Cordero, J. (2020). Metabolitos secundarios con actividad medicinal extraídos de hongos provenientes de Centroamérica. *Revista Tecnología en Marcha*, 33(3), 80-89.

Arenas, R. (2003). *Micología Médica Ilustrada*, segunda edición. McGraw Hill. pág. 352.

Arias, R. y Heredia, G. (2014). Fungal diversity in coffee plantation systems and in a tropical montane cloud forest in Veracruz, Mexico. *Agroforestry Systems*, 88, 921-933 pp. 4

Arias, R., Herrera, A. y Castañeda, R. (2015). Adiciones al conocimiento de la diversidad de los hongos conidiales saprobios del bosque mesófilo de montaña del estado de Veracruz. *Acta Botánica Mexicana*, 113, 87-101 pp.

Atlas, R. y Bartha, R (2001). *Ecología Microbiana y Microbiología Ambiental*. Addison Wesley.

Barroetaveña, C., & Rajchenberg, M. (2003). Las micorrizas y la producción de plántulas de *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws. en la Patagonia, Argentina. *Bosque (Valdivia)*, 24(1), 17-33.

Beltrán, M. (2014). La solubilización de fosfatos como estrategia microbiana para promover el crecimiento vegetal. *Corpoica. Cienc. Agropecu.*, 15(1).

Barnett, H. L. y Hunter, B. (1981). *Illustrated genera of imperfect fungi*, tercera edición. Burgess Publishing Company.

Berg, M., Kniese, J., y Verhoef, H. (1998). Dynamics and stratification of bacteria and fungi in the organic layers of a scots pine forest soil. *Biology and Fertility of Soils*, 26:313-322.

- Bessey, E. (1942). Some problems in fungus phylogeny. *Mycologia*, 34: 355-359.
- Bessey, E. (1950). Morphology and Taxonomy of Fungi, Tomo XII. The Blakiston Co., Philadelphia. pp 791.
- Blanton, R. (1990). "Phylum Acrasea" en: Margulis, L., Corliss, J., Melkonian, M., Chapman, D. (eds.). Handbook of Proctotista. Jones & Bartlett Publishers, Boston, Massachusetts. pp. 75-87
- Bonkowski, M., Griffith, B. y Ritz, K. (2000). Food preference of earthworms for soil fungi. *Pedobiología*, 44: 666-676.
- Burns, R.G. 1978. Enzyme activity in soil: Some theoretical and practical considerations. Soil Enzyme. Academic; pp. 295-340.
- Cain, R. (1972). Evolution of the Fungi. *Mycologia*, 64: 1-14.
- Cannon, P. y Sutton, B. (2004). "Microfungi on wood and plant debris" en: Mueller, G.; Foster, M. y Bills G. (eds.). *Biodiversity of life*, pp. 217–239.
- Carrillo L. (2003). Los hongos de los alimentos y los forrajes. Universidad Nacional de Salta.
- Castelli, J.P., Casper, B.B., 2003. Intraspecific AM fungal variation contributes to plant–fungal feedback in a serpentine grassland. *Ecology*, 84, 323–336.
- Castro, R., Álvarez, A., Manchado, E., Mendoza, M., Gómez, R. y García, P. (2011). Caracterización de una quitinasa extracelular producida por *Serratia sp.* BIOMI-363706 usando quitina coloidal como sustrato. *Rev. Soc. Quím.*, 77(2).
- Chan-Cupul, W., Heredia-Abarca, G. y Rodriguez-Vásquez, R. (2016). Aislamiento y evaluación de la actividad ligninolítica de macromicetos del estado de Veracruz, México. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 32 (3), 339-351.
- Cortés-Sánchez, de Jesús, A. y Mosqueda-Olivares, T. (2013) Una mirada a los organismos fúngicos: Fábricas versátiles de diversos metabolitos secundarios de interés biotecnológico. *Química Viva*, 12(2), 64-90.
- Deninson, W. y Carroll, G. (1966). The primitive Ascomycete: a new look at an old problem. *Mycologia*, 58: 249-269.
- Domsch, K., Gams, W. y Traute-Heidi, A. (1980). *Compendium of soil fungi*, 1.

Driessen, P. M. y Dudal, R. (1991). *The Major Soils of the World. Lecture Notes on Their Geography, Formation, Properties and Land Use* (310 p). Wageningen: Agricultural University of Wageningen.

Egidi, E., Delgado-Baquerizo, M., Plett, J., Wang, J., Eldridge, D., Bardgett, R., Maestre, F. y Singh, B. (2019). *A few Ascomycota taxa deminate soil fungal communities worldwide*. Hawkesbury Institute for the Environment, Western Sydney University.

Flanagan, P. (1981). *Fungal taxa, physiological groups and biomass: a comparison between ecosystems. The fungal community*.

Fracchia, S. (2002). *Hongos saprótrofos del suelo como microorganismos auxiliares de la micorrización. Tesis para obtener el grado de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires*.

Francis, F., Jaber, K., Colinet, F., Potetelle, D. y Haubruge, E. (2012). Purification of new fungal mannose-specific lectin from *Penicillium chrysogenum* and its aphidicial properties. *Fungal Biology*, 115, 1: 1093-1099.

Frankland, J. (1998). Fungal succession, unravelling the unpredictable. *Mycological Research*, 102: 1-15.

Frutis-Molina I. y Huidobro-Salas M. (2013). *Micología Básica, Manual teórico práctico*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla, Edo. Mex.

Garcés de Granada, E., Orozco, M., Bautista, G. y Valencia H. (2001). *Fusarium oxysporum* el Hongo que nos falta conocer. *Acta Biológica Colombiana*, 6(1), 7-26.

García, E. (1964). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. México, D. F. Disponible en: <https://www.igg.unam.mx/geoigg/biblioteca/archivos/memoria/20190917100949.pdf>

Gómez-Cornelio, S. y Morón-Ríos, A. (2018). La identidad de la hojarasca de árboles tropicales determina la riqueza de hongos saprobios y la pérdida de biomasa. *Ecosist. Recur. Agropec.*, 5(15), 425-433 pp.

Gómez-Rojas, M., Arboleda, J. y Mosquera, O. (2021). Género *Aspergillus*: fuente potencial de péptidos bioactivos. *Revista Facultad de Ciencias Básicas*, 17.

Gómez-Luna, B., Vázquez-Marrufo, G., Ruiz-Aguilar, G. y Olalde-Portugal, V. (2011). Cambios en las propiedades fisicoquímicas y microbiológicas del suelo generados por la producción de carbón vegetal en el Bosque Templado de (*Quercus* spp.) en Santa Rosa, Guanajuato. México. *Ra Ximhai*, Universidad Autónoma Indígena de México, 6(2):187-197.

Gualdrón-Arenas, C., Suárez-Navarro, A. L., & Valencia-Zapata, H. (1997). Hongos del suelo aislados de zonas de vegetación natural del páramo de Chisacá, Colombia. *Caldasia*, 235-245.

Gueye, K. (2010). Potencial de captura de carbono en suelos de ladera en la subcuenca del río Piricua en Tuxpan, Michoacán. Tesis de Maestría en Geografía. Facultad de Filosofía en Letras, Universidad Nacional Autónoma de México.

Guerra-Dávila, T. (2014). Bioestadística. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. pp 165-211. Disponible en: <https://www.zaragoza.unam.mx/wp-content/Portal2015/publicaciones/libros/cbiologicas/libros/Bioestadistica.pdf>

Guerrero, R. (2006). Selección de *Penicillium* productores de péptidos antifúngicos para su utilización en productos cárnicos madurados. Tesis para obtener el grado de Doctor. Facultad de Veterinaria, Universidad de Extremadura.

Gutierrez-Correa, M. y Johncon, J. (2006). Ecología de *Penicillium* en los suelos de las Lomas de Lachay (Perú). Disponible en <https://revistas.lamolina.edu.pe/index.php/rza/article/view/1120/1077>

Harley, J. (1948). Mycorrhiza and soil ecology. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, 23, 127-158 pp.

Hawksworth, D. (1991). The fungal dimension of biodiversity, magnitude, significance and conservation. *Mycological Research*, 95: 641-655.

Hawksworth, D., Kirk, P., Sutton B. y Pegler D. (1995). *Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi*. CAB International. 8va ed. Wallingford, UK. pp. 66.

Hayes, A. (1965). Studies on the decomposition of coniferous leaf litter: I. Physical and chemical changes. Department of Agricultural and Forest Zoology, University College of North Wales, Bangor.

Herrera, T. (2005). El Reino de Los Hongos: Micología Básica y Aplicada Ciencia y Tecnología Series Sección de obras de ciencia y tecnología. Segunda edición. Editor Fondo de cultura económica USA. 552 p.

Hernández-Ruiz, G., Álvarez-Orozco, N. y Ríos-Orsorio, A. (2017). Biorremediación de organofosforados por hongos y bacterias en suelos agrícolas: revisión sistemática. *Corpoica Cienc Tecnol Agropecuaria*, 18(1), 139-159.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2007) Conjunto Nacional de Información Edafológica. Serie II. México.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2009). Prontuario de Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Santa Catarina, Guanajuato. Disponible en: https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/11/11034.pdf

Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático. (2007). Caracterización ambiental de México y su correlación con la clasificación y la nomenclatura de las comunidades vegetales. Disponible en: <http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones2/libros/421/cap2.html>

Jiménez, S. (2016). Producción de quitinasas en cultivo líquido con hongos entomo y fitopatógenos, utilizando tres fuentes de quitina como inductor. Tesis para obtener el grado de Mestra en Biotecnología. Universidad del Papaloapan, Oaxaca.

Kanotra, S. y Mathur, R. (1995). Simple cultural test for relative cellulolytic activity of fungi. *Indian Phytopathology*, 48, 483-488 pp.

Ladd, J.N. and Jackson, R.B. (1982). Biochemistry of Ammonification. In: Stevenson, F.H., Ed., Nitrogen in Agricultural Soils, American Society of Agronomy, Madison, 173-228.

Larena, I. De Cal, A. y Melgarejo, P. (2006). Effects of stabilizers on shelf-life of *Epicoccum nigrum* formulations and their relationship with biocontrol of postharvest Brown rot by *Monilinia* of peaches. *Microbiol.*

Larone, D. H. (2002). Medically important fungi a guide to identification, cuarta edición. ASM PRESS, Washington, D. C.

Lillo, A., Ramírez, H., Reyes, F., Ojeda, N. y Alvear, M. (2011). Actividad biológica del suelo de bosque templado en un transecto altitudinal, Parque Nacional Conguillío, Chile. *Bosque*. 32(1), 46-56.

Lutzoni, F., Kauff, F., Cox, C. J., McLaughlin, D., Celio, G., Dentinger, B., Padamsee, M., Hibbett, D., James, T. Y., Baloch, E., Grube, M., Reeb, V., Hofstetter, V., Schoch, C., Arnold, A. E., Miadlikowska, J., Spatafor, a J., Johnson, D., Hambleton. S., Crockett, M., Shoemaker, R., Sung, G. H., Lücking, R., Lumbsch, T., O'Donnell, K., Binder, M., Diederich, P., Ertz, D., Gueidan, C., Hansen, K., Harris, R. C., Hosaka, K., Lim, Y. W., Matheny, B., Nishida, H., Pfister, D., Rogers, J., Rossman, A., Schmitt, I., Sipman, H., Stone, J., Sugiyama, J., Yahr, R. y Vilgalys, R. (2004). Assembling the fungal tree of life: progress, classification, and evolution of subcellular traits. *Am J Bot.* 91(10):1446-80 p.

Malloch, D. (2021). Mycology Web Pages, Keys to some common genera of moulds. Disponible en; <http://website.nbm-mnb.ca/mycologywebpages/MycologyWebPages.html>

Manjarrés, K., Piñeros, Y., y Rodríguez-Sandoval, E. (2011). Evaluación del complejo enzimático producido mediante el cocultivo de *Aspergillus* sp. y *Trichoderma* sp. en fase sólida sobre residuos de palma. *Bioagro*, 23(1): 19-26.

Marmolejo, J. (). Distribución vertical de hongos en hojas de tres especies de pinos en Nuevo León, México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 9.

Martínez, A. (1999). Estudio ecológico de los hongos del suelo de un bosque de *Pinus taeda*. Tesis para obtener el grado de Doctor de Ciencias. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Medina, E. (2010). Estudio de la regulación de la CTA1 (catalasa I) de *Candida glabrata* en la respuesta a estrés oxidativo. Tesis para obtener el grado de Maestra en Ciencias en Biología Molecular. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica.

Mendoza, P. y Torres, C. (2016). Determination and Comparison of Microfungi in Soil in a Premontane Wet Forest in Dagua, Valle de Cauca. *Revista de Ciencias*, 20(2), 27-36.

Monroy-Ata, A. y Ramírez-Saldívar, K. (2018). Relación entre sucesión ecológica vegetal y hongos micorrizógenos arbusculares en un matorral xerófilo en el centro de México. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 21(2): 13-29.

Mora-Gomez, J., Elozegi, A., Duarte, S., Cassio, F., Pascoal, C. y Romaní, A. (2016). Differences in the sensitivity of fungi and bacteria to season and invertebrates affect leaf litter decomposition in a Mediterranean stream. *FEMS Microbiology Ecology*, 92(8): 1-13.

Municipios de México. (2022). Municipios de México, Estado de Guanajuato, El municipio de Santa Catarina. Disponible en: <https://www.los-municipios.mx/municipio-santa-catarina-gua.html>

Muñoz-Iniestra, D., Soler-Aburto, A., López-Galindo, F. y Hernández-Moreno, M. (2013). Edafología: Análisis de suelos, manual de métodos. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. pp 94-97.

Mycobank. Fungal Databases, Nomenclature & Species Banks. Disponible en: <https://www.mycobank.org/>

Núñez, J. (2005). Análisis preliminar de la resina de *Bursera fagaroides* engl. (Burseraceae). Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

Otaki, M. y Tsuyuzaki, S. (2019). Succession of litter-decomposing microbial organisms in deciduous birch and oak forests, northern Japan. *Acta Oecologica*, 101.

Panche, A. N., Diwan, A. D., y Chandra, S. R. (2016). Flavonoids: an overview. *Journal of nutritional science*, 5.

Paulus, B., Kanowski, J., Gadek, P. y Hyde, K. (2006). Diversity and distribution of saprobic microfungi in leaf litter of an Australian tropical rainforest. *Mycological Research*, 110, 1441-1454 pp.

Pazur, J., Kjell, K. y Cepure, A. (1965). A glycoprotein structure for glucose oxidase from *Aspergillus niger*. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 111(2), 351-357 pp.

Pfenning, L. (1997). "Soil and rhizosphere microfungi from Brazilian tropical forest ecosystems" en: Hyde ka (ed) Biodiversity of tropical microfungi. Hong Kong University Press, Hong Kong. pp 341-365.

Pfenning, L. y Magalhaes, L. (2012). Hongos del suelo saprófitos y patógenos de plantas. Manual de biología de suelos tropicales.

Presidencia Municipal. (2017). Programa de Desarrollo Municipal 2035. Disponible en: https://portalsocial.guanajuato.gob.mx/sites/default/files/documentos/2017_CATARINA_Plan_de_desarrollo_2035.pdf

Presidencia Municipal. (2019). Programa de Desarrollo Municipal 2018-2021. Disponible en: <http://www.santacatarinaguajuato.gob.mx/wp-content/uploads/2019/03/PDM-SANTA-CATARINA-2018-2021.pdf>

Quinatoa, N. (2015). Evaluación del control de *Botrytis cinerea* en el cultivo de mora (*Rubus glaucus*) mediante el uso de *Trichoderma* y EMAS en la comunidad de Misquilló de la parroquia Santa Rosa, provincia de Tungurahua. Trabajo de investigación para obtener el título de Ingeniera Agrónoma. Universidad Técnica de Ambato.

Quintero Díaz, Juan Carlos. (2011). Revisión: Degradación de plaguicidas mediante hongos de la pudrición blanca de la madera. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 64(1), 5867-5882.

Reynolds, H., Packer, A., Bever, J. y Clay, K. (2003). Grassroots ecology: plant–microbe–soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. *Ecology* 84: 2281–2291.

Reynoso-Orozco, R., Delgado-Saucedo, J. I., Puebla-Pérez, A. M., Calvo-Méndez, C., Carr, D., Velázquez-Magaña, S., & Santerre, A. (2008). Difluorometil ornitina y el extracto acuoso de *Bursera fagaroides* en el modelo de linfoma murino L5178Y en ratones BALB/C: Comparación de su efecto en el metabolismo de las poliaminas. *Revista de Salud Animal*, 30(2), 128-132.

Rodriguez-Guzmán, M. (2001). Biodiversidad de los hongos fitopatógenos del suelo de México. *Acta Zoológica Mexicana*, número especial 1: 53-78.

Rodriguez, P., González, H., Cantú, I., Pando, M., Marmolejo, J., Gómez, M. y Lazcano, J. (2020). Modelos de degradación de la hojarasca en bosques de encino y de pino en Nuevo León. *Rev. Mex. De cienc. Forestales*, 10(55).

Rosenbrock, P., Buscot, F. y Munch, J. (1995). Fungal succession and changes in the fungal degradation potential during the initial stage of litter decomposition in black alder forest (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.). *European Journal of Soil Biology*, 31, 1-11.

Ruggiero, M.; Gordon, D.; Orrell T.; Bailly, N.; Bourgoin T.; Brusca, R.; Cavalier-Smith, T.; Guiry, M. y Kirk, P. (2015) Correction: A Higher Level Classification of All Living Organisms. *PLOS ONE* 10(6): e0130114.

Rzedowski, J. (2006). 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. Disponible en: https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf

Saiz-Jimenez, C. (1984). Degradación microbiana de subproductos lignocelulósicos. Nuevas fuentes de alimentos para la producción animal II:139-164.

Samaniego, J. y Chew, Y. (2007). Diversidad de géneros de hongos del suelo en tres campos con diferente condición agrícola en La Laguna, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78(2), 383-390 pp.

Sánchez-Monroy, M., García-Bores, A., Contreras-Jiménez, J., Torres, D., Miguel-Chávez, R. y Guevara-Fefer, P. (2020). Biological activity and flavonoid profile of five species of the *Bursera* genus. *Botanical Sciences*, 98(4), 545-553 pp.

Savile, D. (1968). "Possible interrelationships between fungal groups" en: Ainsworth G. y Sussman, A. (eds.). *The Fungi*, vol. 3. Academic press, Nueva York. pp. 649-675.

Schlatter, J. E., & Otero, L. (1995). Efecto de *Pinus radiata* sobre las características químico-nutritivas del suelo mineral superficial. *BOSQUE*, 16(1), 29–46.

Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2012). Suelos. Disponible en: https://apps1.semarnat.gob.mx:8443/dgeia/informe_12/pdf/Cap3_suelos.pdf

Secretaría de Seguridad Pública, Gobierno del Estado de Guanajuato. Sin fecha. Fenómeno hidrometeorológico Santa Catarina, Guanajuato. Disponible en: https://servicios-ssp.guanajuato.gob.mx/atlas/hm/hm_santa_catarina.pdf

Serrat, C., Magraner, J., Guna, R., Dominguez, V., Guerrero, V. y Borrás, R. *Penicillium marneffe* y peniciliosis. Laboratorio de Microbiología, Hospital de la Marina Alta, Denia, Alicante.

Sieber-Canavesi, F. y Sieber, T. (1993). Successional patterns of fungal communities in needles of European silver fir (*Abies alba* Mill.). *New Phytologist*, 125: 149-161 pp.

Soderstrom, B. (1979). Some problems in assessing the fluorescein diacetate active fungal biomass in the soil. *Soil Biol. Biochem*, 2, 147-148 pp.

Soderstrom, B. y Bááth, E. (1978). Soil microfungi in three Swedish coniferous soils. *Holarct. Ecol.*, 1, 62-72 pp.

Speir, T. y Ross, D. (1981). A comparison of the effects of air-drying and acetone dehydration on soil enzyme activities. *Soil Biology and Biochemistry*, 13(3), 225-229 pp.

Tabatabai, M. (1982). Plant and animal amylases. In *The enzymes*, Academic Press, 5, 115-189 pp.

Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. (2011). Edafología 1. Hidalgo, México.

Universidad Nacional de Córdoba. (2014). Disponibilidad de nutrientes para las plantas. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Argentina.

Universidad Nacional de Córdoba. (2015). Guía de actividades prácticas, microbiología agrícola. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Argentina.

Universidad Nacional de la Plata. (2015). Mantenimiento de espacios verdes. Prosecretaría de Políticas Sociales.

Valencia, H. (1979). La microbiología del suelo y sus perspectivas. Boletín de diversidad del departamento de biología. 1, 1-18.

Valenzuela, E., Leiva, S. y Godoy, R. (2001). Variación estacional y potencial enzimático de microhongos asociados con la descomposición de hojarasca de *Nothofagus pumilio*. Revista Chilena de Historia Natural, 74: 737-749.

Voroney, R. (2007). The soil habitat. Soil microbiology, ecology and biochemistry. 25-49 pp.

Wainwright, M. (1988). Metabolic diversity of fungi in relation to grow mineral cycling in soil: A review. Transactions of the British mycological society, 90: 159-170.

Whittaker, R. (1969). New concepts of kingdom of organisms. Science, 163: 150-160.

Whittaker, R. y Margulis, L. (1978). Protists and the kingdoms of organisms. BioSystems, 2: 3-18.

Yamashita, S., Hattori, T. y Tanaka H. (2012). Changes in community structure of wood-inhabiting aphyllporaceous fungi after clear-cutting in a cool temperate zone of Japan: Planted conifer forest versus broad-leaved secondary forest. Forest Ecology and Management, 283: 27-34.

TABLA ANEXA

Especie	Saprobio	Patógeno/ Parásito	Mutualista	Temprana	Intermedia	Tardía
<i>Acremonium sp. 1</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Acremonium sp. 2</i>	1	-	1	1	1	-
<i>Acremonium sp. 3</i>	1	1	-	1	1	-
<i>Acremonium sp. 4</i>	1	1	1	1	-	1
<i>Acremonium sp. 5</i>	1	1	-	1	-	1
<i>Acremonium sp. 6</i>	1	-	1	-	1	1
<i>Acremonium sp. 7</i>	1	1	-	1	-	1
<i>Acremonium sp. 8</i>	1	-	1	1	1	-
<i>Acremonium sp. 9</i>	1	1	-	1	-	1
<i>Acremonium sp. 10</i>	1	-	1	1	-	-
<i>Acremonium sp. 11</i>	1	-	1	1	1	-
<i>Acremonium sp. 12</i>	1	-	1	1	-	1
<i>Acremonium sp. 13</i>	1	-	-	1	-	1
<i>Acremonium sp. 14</i>	1	1	1	1	1	1

<i>Acremonium sp. 15</i>	1	-	1	1	-	1
<i>Acremonium sp. 16</i>	1	1	-	1	1	1
<i>Aspergillus sp. 1</i>	1	1	-	1	1	1
<i>Aspergillus sp. 2</i>	1	-	-	-	-	1
<i>Aspergillus sp. 3</i>	1	-	-	-	1	1
<i>Aspergillus sp. 4</i>	1	-	-	-	1	1
<i>Aspergillus sp. 5</i>	1	-	-	-	-	1
<i>Aspergillus sp. 6</i>	1	-	1	-	-	1
<i>Aspergillus sp. 7</i>	1	-	-	-	1	-
<i>Aspergillus sp. 8</i>	1	1	-	-	-	1
<i>Aspergillus sp. 9</i>	1	-	-	-	-	1
<i>Aspergillus sp. 10</i>	1	-	-	-	1	1
<i>Aspergillus sp. 11</i>	1	1	1	1	-	-
<i>Aspergillus sp. 12</i>	1	1	1	-	-	1
<i>Aspergillus sp. 13</i>	1	1	1	1	1	-

<i>Aspergillus sp. 14</i>	1	1	-	1	1	-
<i>Aspergillus sp. 15</i>	1	-	-	-	1	-
<i>Aspergillus sp. 16</i>	1	1	-	1	1	1
<i>Aspergillus sp. 17</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Aspergillus sp. 18</i>	1	-	-	1	1	-
<i>Aureobasidium sp. 1</i>	1	1	-	1	-	-
<i>Blastomyces sp. 1</i>	1	1	-	1	1	-
<i>Blastomyces sp. 1</i>	1	1	-	1	-	1
<i>Botrytis sp. 1</i>	1	-	1	1	-	1
<i>Botrytis sp. 2</i>	1	1	-	1	1	-
<i>Botrytis sp. 3</i>	1	1	-	1	1	-
<i>Botrytis sp. 4</i>	1	1	1	1	1	-
<i>Botrytis sp. 5</i>	1	1	-	1	1	1
<i>Botrytis sp. 6</i>	1	1	-	1	1	1
<i>Botrytis sp. 7</i>	1	1	1	1	-	1

<i>Botrytis sp. 8</i>	1	1	-	1	1	1
<i>Botrytis sp. 9</i>	1	-	-	1	-	1
<i>Botrytis sp. 10</i>	1	-	1	1	1	1
<i>Botrytis sp. 11</i>	1	1	1	1	-	1
<i>Chaetomium sp. 1</i>	1	1	-	1	1	-
<i>Chaetomium sp. 2</i>	1	1	-	1	1	1
<i>Chrysosporium sp. 1</i>	1	1	1	1	1	-
<i>Chrysosporium sp. 2</i>	1	1	-	-	-	1
<i>Chrysosporium sp. 3</i>	1	1	-	1	1	-
<i>Chrysosporium sp. 4</i>	1	1	-	1	1	-
<i>Fusarium sp. 1</i>	1	-	1	1	1	-
<i>Fusarium sp. 2</i>	1	1	-	1	1	-
<i>Fusarium sp. 3</i>	1	-	-	1	1	-
<i>Fusarium sp. 4</i>	1	-	1	-	1	-
<i>Fusarium sp. 5</i>	1	1	1	1	1	-

<i>Gliocladium sp. 1</i>	1	1	-	1	1	-
<i>Mortierella sp. 1</i>	1	-	-	1	1	1
<i>n. d. sp 1</i>	1	-	-	1	-	1
<i>n. d. sp 2</i>	1	1	1	1	-	1
<i>n. d. sp 3</i>	1	-	1	1	-	1
<i>n. d. sp 4</i>	1	1	-	1	-	1
<i>n. d. sp. 5</i>	1	1	1	1	1	-
<i>n. d. sp. 6</i>	1	1	1	1	1	-
<i>n. d. sp. 7</i>	1	1	-	-	1	-
<i>Penicillium sp. 1</i>	1	1	-	-	1	-
<i>Penicillium sp. 2</i>	1	1	1	1	1	-
<i>Penicillium sp. 3</i>	1	1	1	1	1	-
<i>Penicillium sp. 4</i>	1	-	-	1	-	-
<i>Penicillium sp. 5</i>	1	-	1	1	1	-
<i>Penicillium sp. 6</i>	1	1	-	1	1	-

<i>Penicillium sp. 7</i>	1	1	1	-	1	-
<i>Penicillium sp. 8</i>	1	-	1	1	-	1
<i>Penicillium sp. 9</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Penicillium sp. 10</i>	1	1	-	1	1	1
<i>Penicillium sp. 11</i>	1	1	-	1	-	1
<i>Penicillium sp. 12</i>	1	-	1	-	1	-
<i>Penicillium sp. 13</i>	1	-	1	-	1	-
<i>Penicillium sp. 14</i>	1	-	-	-	1	-
<i>Penicillium sp. 15</i>	1	1	1	-	1	-
<i>Penicillium sp. 16</i>	1	-	1	1	1	-
<i>Penicillium sp. 17</i>	1	1	-	1	1	-
<i>Penicillium sp. 18</i>	1	1	-	1	1	-
<i>Penicillium sp. 19</i>	1	1	-	1	-	1
<i>Penicillium sp. 20</i>	1	1	-	1	-	1
<i>Penicillium sp. 21</i>	1	1	1	1	1	1

<i>Phoma sp.1</i>	1	-	-	1	-	1
<i>Phoma sp.2</i>	1	-	-	1	1	-
<i>Phoma sp.3</i>	1	1	-	-	-	1
<i>Rhodotorula sp. 1</i>	1	1	-	-	-	1
<i>Rhodotorula sp. 2</i>	1	1	-	-	-	1
<i>Sepedonium sp. 1</i>	1	-	1	1	1	-
<i>Sporothrix sp. 1</i>	1	-	1	1	1	-
<i>Stachybotrys sp. 1</i>	1	-	1	1	-	-
<i>Verticillium sp.1</i>		1	1	-	1	1
<i>Verticillium sp.2</i>		1	-	-	1	1