



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**ANÁLISIS DE LA DIVERSIDAD Y PERFIL FUNCIONAL DE LA
COMUNIDAD MICROFÚNGICA ASOCIADA A LAS ESPECIES
SUCULENTAS DE *AGAVE* Y *OPUNTIA* 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**

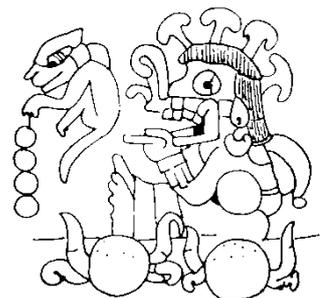
**PRESENTA:
JEAN MICHAEL CABRERA MARES**

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

Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla de Baz, Estado de México, 2023



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.

Dedicatoria

A. R. T.

Deo qui dedit nos terram, non iam subicere dominare, sed ut eam cognoscere, studiare, tegereque.

Magistrae Mariae Elenae Huidobro Salas, quia docevit me mirabilias naturae latentis sunt, ab parvo fungo usque plantas spinosas.

Regno Fungarum, non melior est quam studiare regnum accipere debbit omnes.

Tibi Mineko, qui scies hoc tesis pretium habebat.

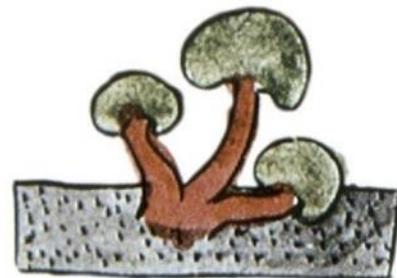
Avii et avia mei: Leobardus, Franciscus et Belen.

Populo Santa-Catarinae, Gravis-Serrae angulo amatus me.

Et terrae meae Quanaxhuato, non possum amor meum demonstrare, sine eam studiandi.

“De apariencia venenosa, mucilaginoso, higrófano y brillante, que emitía un olor acre (...) y como magia viraba del crema al verde amarillento. Realmente los hongos son cosas asombrosas”.

El píleo púrpura, H. G. Wells.



P. R. C. A. G. D.

Agradecimientos

En primer lugar, quiero dar mi más sincero agradecimiento a la Maestra María Elena Huidobro Salas, quién me dio la oportunidad, confianza y herramientas para iniciar este trabajo y al profesor José Luis Gama por dirigirlo y ayudarme a llevarlo a término, dándome valiosas lecciones en el proceso. También a los profesores Jonás Millán y Alejandra Mares por su estímulo y apoyo continuo en la realización de esta tesis; A Ana Paula Romero Calderón, con quién conocí el maravilloso mundo de la macro y microfunga. A los antes mencionados por acompañar y/o preparar la presentación de este trabajo para mi primer congreso de Micología y convertirse en más que solo compañeros o docentes.



A los profesores Erick Loeza, Emelia Campoy, Ángeles García, Marco Antonio Escobar, Luis Gerardo Páez, técnicos Moisés Antonio Chávez, Miguel Garza y en general a la cabecera de Diversidad Vegetal I y a sus integrantes, en quienes encontré un segundo hogar durante esta etapa final.

Agradezco a todos los que me prestaron su apoyo en forma de reactivos, material, microscopios, asesoría o laboratorios: Josefina Vázquez Medrano, Guillermo Ávila, Jorge Jiménez Contreras, Gerardo Montiel, Daniel García Morales, Martín Palomares, Graciela Molina, Fernando Ayala Niño, Francisco Galindo, Ana Muñoz, Daleth Guedea y Osvaldo Cervantes, así como la marisquería Solo Veracruz es Bello.

Gracias a todos los que en mi familia creyeron en mí y me ayudaron, ya fuera desde la cercanía o la distancia. A los que me despidieron en mi querido León, a los que me recibieron en México con los brazos abiertos y a los que me acompañaron en Santa Catarina a conocer las maravillas del desierto.

A la profesora Aimé Rodríguez Román por inspirarme a entrar en este apasionante mundo de la biología y al padre Edgar Pulido L. C. por sus oraciones constantes.

Un especial agradecimiento a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala y a la Universidad Nacional Autónoma de México, por ser el lugar de mi formación profesional, y a la cual deberé el poderme denominar como Biólogo.

Y a todas las personas que de una u otra manera contribuyeron a la consecución de este trabajo.

Índice

Índice	4
Introducción	5
Antecedentes	14
Justificación	17
Preguntas de investigación	18
Objetivos	18
Área de Estudio	19
Materiales y Métodos	22
Resultados	24
Discusión	32
Conclusiones	44
Referencias bibliográficas	45
Anexo 1	57



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 micelar del hongo en un mismo sitio o por 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 binzal. 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; Denison 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 casos 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 mutualistas, parásitos y saprobios o descomponedores. Los primeros establecen relaciones con organismos vegetales, los segundos se nutren a partir de las células de un organismo hospedero y los terceros 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; Girish y Ajit, 2010).

Función e importancia

Los microhongos son organismos de gran interés económico, industrial y científico. Los organismos fúngicos sintetizan una amplia gama de metabolitos secundarios tales como antibióticos, ciclosporinas, ácidos mevínicos, alcaloides, estatinas, entre muchos otros. De entre estos compuestos, los que tienen más demandas en la síntesis industrial son los β -lactámicos procedentes de *Aspergillus*, *Penicillium* y *Acremonium* que se utilizan en la fabricación de antibióticos. 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. 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.) (Hernández-Ruiz *et al.*, 2017; 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,

participan en los procesos de degradación y mineralización de los nutrientes a través de procesos enzimáticos que son aprovechados por las plantas.

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; Pfening, 1997; Wainwright, 1988; Hawksworth, 1991).

Perfil enzimático

Los microhongos realizan sus procesos de nutrición por osmotrofia, mediante la secreción de enzimas que degradan el sustrato para luego absorber las moléculas resultantes de la digestión. Las diferentes enzimas que puede producir un hongo determinan su capacidad para adaptarse y sobrevivir en diferentes sustratos presentando diferentes formas de vida (Herrera, 2005; Lutzoni *et al.*, 2004).

Las enzimas, con excepción de un grupo de RNA, son proteínas. El papel de estas moléculas en la naturaleza es la catálisis de reacciones químicas, disminuyendo la energía de activación con base en interacciones débiles entre el sustrato y la enzima. En este sentido, estas enzimas no se consumen durante la reacción, tampoco forman parte de los productos y son altamente específicas a un sustrato particular (Lehninger *et al.*, 2014; Brandan *et al.*, 2008).

Las enzimas y su actividad se ven afectadas por diversas variables, entre las cuales el pH, temperatura y la disponibilidad de sustrato son las más relevantes. Un pH mayor o menor al rango óptimo que requiere disminuye o inhibe su actividad. La temperatura a la que actúa con mayor eficiencia una enzima suele encontrarse en el rango de temperaturas que maneja el organismo que la produce y por encima o debajo de sus límites puede inhibir la actividad de la enzima. Los hongos encuentran sustratos para su actividad enzimática en los residuos vegetales y los diferentes subproductos resultantes de la actividad de los consorcios microbianos que actúan en el suelo (Dávila y Vázquez, 2011; McKee, 2003; Reyes y Aguilar, 2011).

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 catálisis 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 de la actividad biológica del suelo (Burns 1978; Herrera, 2005; Lutzoni *et al.*, 2004).

La enzima Amilasa es clave en la hidrólisis de almidones, en el caso de los hongos esta enzima es una α -amilasa que descompone el almidón en glucosa y oligosacáridos. 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).

La 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, así como la cantidad y composición de la materia orgánica presente en el sitio (Tabatabai, 1982).

Las enzimas catalasas están involucradas en la degradación del peróxido de hidrógeno, un residuo metabólico tóxico, además en algunos microhongos son evidencia de peroxidasas que ayudan en la descomposición de lignina, además se pueden considerar una adaptación evolutiva importante por su resistencia a la proteólisis (Medina, 2010).

Por otro lado, las fosfatasas son sumamente importantes para el desarrollo vegetal y los ciclos del fósforo, estas mineralizan el fósforo orgánico y lo dejan disponible para las plantas, en el caso de las fosfatasas fúngicas pueden ser alcalinas y ácidas (Gómez-Guiñán, 2004).

Las proteasas intervienen en el ciclo del nitrógeno, pues hidrolizan las proteínas rompiendo sus enlaces peptídicos (Girish y Ajit, 2010).

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 (Alexander 1980).

Respecto a 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 nitrógeno al medio (Universidad Nacional de Córdoba, 2014).

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 movilizarlo mediante la solubilización de fosfatos. Por lo tanto, el rol ecológico de los organismos capaces de esta actividad resulta vital para el crecimiento, establecimiento y posible aprovechamiento de las plantas y sistemas forestales (Beltrán, 2014).

Factores fisicoquímicos del suelo y diversidad microfúngica

México es un país diverso en suelos, pues de 32 grupos de suelo presentes en el planeta, la riqueza edáfica del país se encuentra representada por 25 grupos de acuerdo con INEGI (2007) y por 30 grupos de acuerdo con la FAO (2009). Los suelos se pueden considerar como ecosistemas, y dentro de estos intervienen factores físicos, químicos y biológicos, cuya interacción le da características o propiedades distintivas a cada tipo de suelo (UNP, 2015).

Las propiedades biológicas dependerán de la ubicación e interrelación de los componentes fisicoquímicos y a su vez, la biota presente en el suelo determinará

ciertos parámetros abióticos que resultan clave para el adecuado manejo del recurso edáfico. Como parte de los microorganismos terrestres se pueden encontrar invertebrados: nematodos, anélidos, artrópodos y moluscos, así como algas, protistas, bacterias y comunidades fúngicas. Dentro de estas comunidades biológicas, los microorganismos, en especial hongos y bacterias que conforman los consorcios microbianos, resultan esenciales para el desarrollo vegetal y el funcionamiento de los ciclos biogeoquímicos (ciclos del carbono, nitrógeno, azufre y fósforo), además de la secreción de sustancias que ayudan a la formación de agregados que dan estructura al suelo. Los macro y microhongos del suelo participan principalmente en los procesos de descomposición, mineralizando y reciclando nutrientes de origen animal, vegetal, bacteriano e incluso fúngico, además representan cerca del 50% de la biomasa que conforma a los suelos. La microfunga edáfica es también una parte importante de la cadena alimenticia dentro del suelo, especialmente para la mesofauna (Pfenning y Magalhaes, 2012; UAEH, 2011; UNP, 2015; Voroney, 2007).

Composición química de los nopales y agaves

Las plantas de los géneros *Opuntia* y *Agave* se consideran como suculentas xerofíticas, por lo que su composición en gran parte está determinada por sus adaptaciones a los ambientes en que se desarrollan (Bravo-Hollis, 1937).

El género *Opuntia* en la composición química de sus cladodios presenta un aproximado de 90% de agua, además de contener fibra cruda (ligninas, celulosas, hemicelulosas), proteínas y minerales. Presenta también un alto contenido de azúcares contenidos en el mucílago y las pectinas de las paredes celulares, además de catequinas, proantocianidinas, ácidos hidroxicinámicos, antocianinas, tocoferoles y tocotrienoles (complejo vitamina E), vitamina C, carotenoides, glutatión, flavonoides y ácidos fenólicos, así como otros compuestos no identificados relacionados con la actividad antioxidante (Feugang *et al.*, 2006; Pimienta-Barrios, 1990).

Por otra parte el género *Agave* está compuesto por un alto contenido de agua que alcanza hasta el 45% de su peso fresco, además de celulosa, hemicelulosa, ligninas, ceniza y otros compuestos extractivos (grasas, azúcares simples, nitratos, nitritos y proteínas) (Alonso y Rigal, 1997; Carmona *et al.*, 2017).

Un aspecto muy relevante es la relación carbono/nitrógeno (C/N) presente en la materia vegetal que las plantas de estos géneros aportan al suelo, en el caso de los nopales un estudio sobre abonos basados en residuos de nopal encontró una relación con valor de 7.6, mientras que para los agaves se encontró un valor de 16. En ambos casos los valores son bajos y menores a 20, indicando la estimulación de los consorcios microbianos, desintegraciones y mineralizaciones rápidas de los tejidos orgánicos y por consecuencia una tasa de degradación muy rápida. En especial la relación C/N para la materia vegetal proveniente de opuntias es menor a 15, por lo que se espera que el proceso de degradación sea más rápido en el caso de los sustratos provenientes de este género (Crespo-González *et al.* 2018; Gamarra *et al.* 2017; Medina-Díaz y Borrero-Ortíz, 2017).

Antecedentes

Sobre diversidad se tiene a Gómez-Luna *et al.* (2011) quienes reportan 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. La actividad enzimática de celulasa está mediada por el aporte de material vegetal (celulosa), mientras que la actividad de amilasa está determinada por la composición de la comunidad microbiana, ambas enzimas están limitadas por la composición química del material vegetal. Ambas enzimas tienen su menor actividad durante los periodos invernales, además de tener menor actividad cuando se realizan sobre material con hojarasca de pino (Sharma y Mishra, 1993).

Los microhongos solubilizadores de fosfato más comunes corresponden a los géneros *Fusarium*, *Penicillium*, *Cylindrocarpon* y *Chaetomium*, sin embargo, su permanencia está relacionada con las variables climatológicas, pH del suelo y profundidad de este (Posada *et al.*, 2022).

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*.

El agave (género *Agave*) siendo una planta de importancia económica ha sido objeto de estudio frecuente, por lo general con un enfoque agronómico. Los estudios incluyen también la composición microbiana de su rizósfera. Por ejemplo, Ávila-Torres (2018) describió los microorganismos que forman la rizósfera del agave pulquero (*Agave salmiana* **Otto ex Salm**), encontrando un consorcio formado por la asociación de *Pseudomonas* y *Trichoderma*, este consorcio regula la actividad patógena de *Fusarium* sobre la planta.

Por su parte López-Bautista *et al.*, (2020) cuantificaron el daño fitopatológico en plantaciones de *Agave tequilana* provocado por morfoespecies del género *Fusarium* (109 morfoespecies) y complementaron el estudio con la caracterización del daño específico sobre la planta.

El mismo *Fusarium* afecta y cobra importancia económica en otro grupo de plantas como es el caso de *Opuntia*. En este sentido en el trabajo de Laureano-Ahuelicán, *et al.* (2021) describieron e identificaron los hongos causantes de la costra negra del nopal, reportando las especies *Cladosporium cladosporioides*, *Aplosporella hesperidica* y *Didymella glomerata*.

Para el estudio de las relaciones entre hongos y cactáceas, particularmente del género *Opuntia* y *Cylindropuntia*, la información es poco frecuente. Rodríguez-

Mendoza *et al.* (2021) mediante una revisión bibliográfica actualizada concluyeron que el 36% de la actividad microbiana se refiere a hongos. Y de este solo el 9% se ha podido determinar hasta el nivel de especie.

Justificación

Si bien existe información puntual sobre la diversidad y función enzimática de los microhongos edáficos para algunos ecosistemas templados en México, la información correspondiente sobre las comunidades micóticas asociadas a bosques templados secos, donde coexisten especies leñosas como pinos y burseras y especies suculentas como agaves y nopales, es aún escasa. Dada la amplia distribución de estas comunidades vegetales en el país la información sobre la composición microbiana, su correcta caracterización y sus funciones relacionadas a los factores ambientales, con énfasis en suelos incipientes o de escaso desarrollo como son los Leptosoles, permitirá comprender la dinámica del ecosistema para un aprovechamiento y manejo forestal más adecuado.

Así mismo, 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 vegetal templada con énfasis en las especies suculentas de *Agave* y *Opuntia*.

Preguntas de investigación

¿La diversidad de la comunidad microfúngica tiene relación con las especies vegetales en el sistema forestal?

¿El perfil funcional de la comunidad microfúngica tiene relación con la abundancia específica en la rizósfera de las especies suculentas (*Agave* y *Opuntia*) de este ecosistema templado seco?

¿Existe una relación entre la actividad enzimática y la etapa sucesional del proceso de degradación?

Objetivos

General

➤ Evaluar la diversidad y el perfil funcional de la comunidad microfúngica asociada a las especies suculentas (*Agave* y *Opuntia*), en un bosque templado seco con asociación de especies xerófitas.

Particulares

➤ Identificar la riqueza taxonómica de la comunidad microfúngica relacionada a un bosque templado seco asociado con especies xerófitas.

➤ 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 localizado en la zona Noreste del Estado de Guanajuato, entre 21° 15' y 21° 02' de latitud norte y 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; Presidencia Municipal, 2017, 2019).

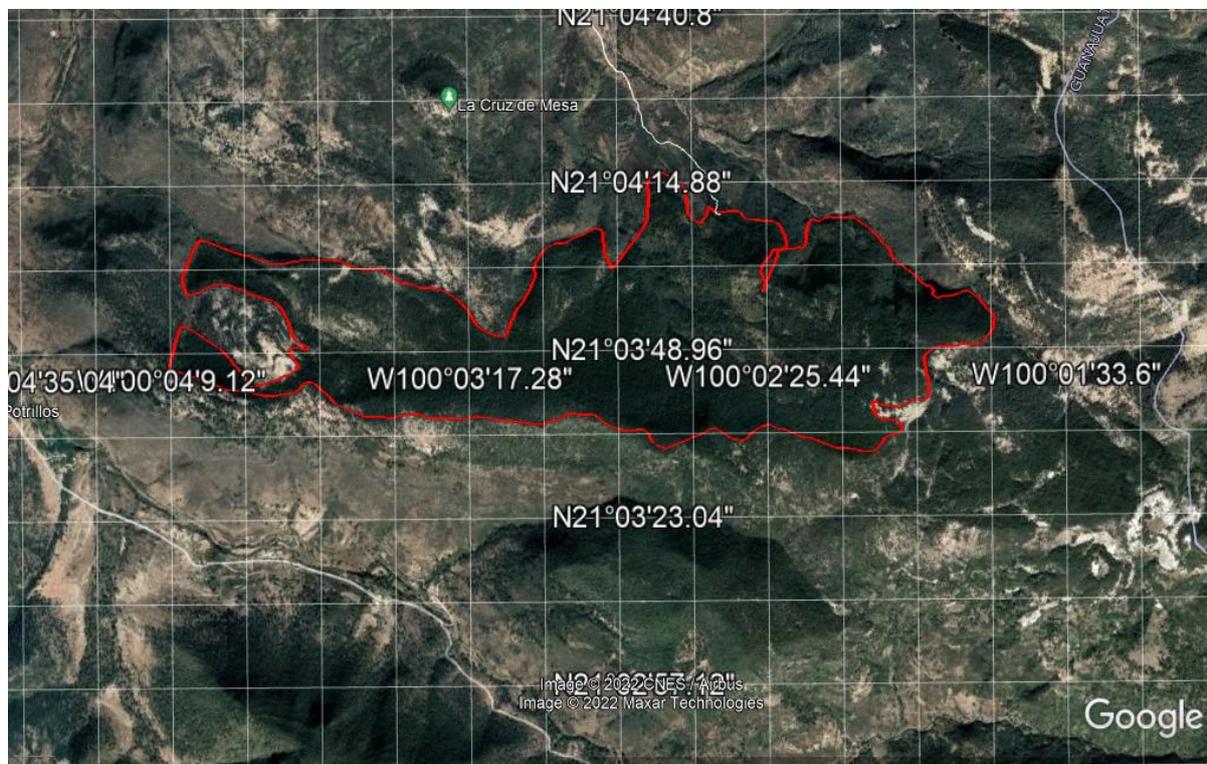


Figura 1. Imagen satelital del Sistema Forestal “Rincón del Aura”.

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; Presidencia Municipal, 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 (Presidencia Municipal, 2017, 2019). Las rocas son de formación cenozoica, siendo del Neógeno (97.1%) y del Cuaternario (2.5%).

Edafología

El suelo predominante en el sistema es principalmente Leptosol con un mínimo de Phaeozem. El suelo de tipo Leptosol se caracteriza por ser joven, poco profundo, incipiente, pedregoso y limitado 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. Son los suelos con mayor distribución mundial, 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, inmovilizando a los otros nutrientes minerales (Driessen y Dudal, 1991; INEGI, 2007, 2009; Presidencia Municipal, 2017, 2019).

Climatología

El clima predominante en la zona de acuerdo a la clasificación de INEGI es templado semifrío subhúmedo y semifrío semiseco, que corresponde a un clima de tipo seco templado con lluvias en verano o 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; Presidencia Municipal, 2019; SMN, 2022).

Tipo de vegetación

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

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; Presidencia Municipal, 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 Extoraz

que es afluente del Río Moctezuma y este a su vez del Río Pánuco que desemboca en el Golfo de México (INEGI, 2009; SSP, s. f.).

Materiales y métodos

Toma de muestras

Para registrar correctamente 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 todas las muestras se tamizaron con una malla de 2 mm de apertura y se dejaron secar a temperatura ambiente (Atlas y Bartha, 2001; Universidad Nacional de Córdoba, 2015).

Caracterización fisicoquímica del Suelo

Para determinar las características químicas y físicas del suelo se siguieron los procedimientos de acuerdo con lo establecido en el manual de edafología de la UBIPRO (Muñoz-Iniestra *et al.* 2013). El cual incluye 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), con 5 réplicas por muestra.

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 se llevó a cabo de acuerdo con 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, lipasa (Tweenasa), quitinasa, celulasa, fosfatasa, proteasa (gelatinasa), solubilizadores de fosfato y organismos amonificadores.

El diseño experimental se sintetiza en la figura 2:

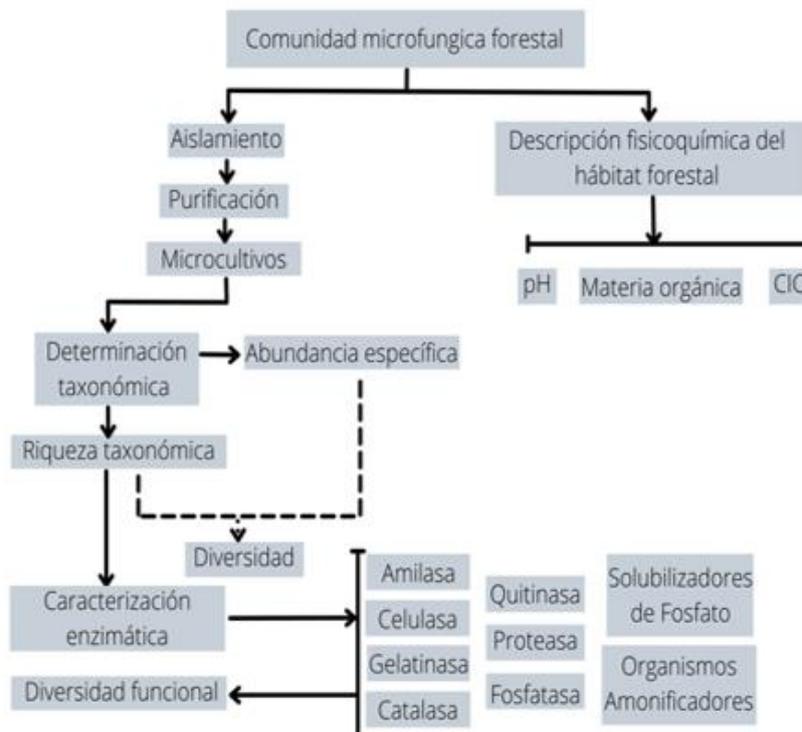


Figura 2. Variables del proyecto sobre la comunidad microfúngica y la evaluación enzimática específica en el sistema forestal de *Pinus cembroides*.

Resultados

La riqueza inicial registrada fue de 47 morfotipos, de los cuales se determinaron 30 especies taxonómicas, con excepción de 3 morfotipos que no fue posible determinar (**Tabla 1**). Esta riqueza se agrupó en 6 órdenes, 7 familias y 10 géneros, siendo *Botrytis*, *Penicillium* y *Aspergillus* los géneros mejor representados con cerca del 60% de los morfotipos. Los géneros con menor representación fueron *Blastomyces*, *Gliocladium*, *Fusarium*, *Mortierella* y *Sepedonium* con apenas el 15% de los morfotipos.

La riqueza específica encontrada no mostró preferencia por un ambiente particular entre *Opuntia* y *Agave* (**Figuras 3 y 4**).

En la abundancia específica general (unidades formadoras de colonia) de la comunidad microfúngica se observa un predominio de los géneros *Botrytis* y *Aspergillus* con más de dos tercios de la abundancia total (**Figura 5a**).

La abundancia específica en los microambientes no mostró cambios significativos en la relación *Botrytis-Aspergillus*. Si bien el patrón es semejante en cuanto a los géneros predominantes, no lo es en cuanto a los que son escasos (con excepción de *Sepedonium*). En el sustrato asociado a nopal se encuentran los géneros *Fusarium*, *Mortierella* y *Verticillium*, mientras que en el sustrato asociado a *Agave* se encuentran *Blastomyces*, *Gliocladium* y *Sepedonium* (**Figura 4b y 4c**).

Con los datos de riqueza y abundancia la diversidad de Shannon-Wiener derivada general fue de 2.05584, mientras que por microambiente fue de 1.94478 para *Opuntia* y 1.90165 para *Agave* respectivamente. Este patrón fue muy similar a los valores de equitatividad, siendo en general 0.58, 0.55 para *Opuntia* y 0.54 para *Agave* (**Figura 5**).

Respecto al perfil enzimático, en general se observa que la mayoría de las especies expresan 6 respuestas enzimáticas (**Tabla 2**).

A nivel de género se aprecia que en general el promedio de expresión enzimática es de 6 (**Figura 6a**), mientras que en los sustratos asociados a nopal y agave los promedios son de 6 y 7 respectivamente (**Figuras 6b y 6c**).

Adicionalmente a la expresión enzimática, también se percibe diferencia en la intensidad o velocidad de respuesta de cada una de las actividades enzimáticas (**Figura 7a**). Este patrón tiene un comportamiento dependiente del sustrato, resultando que las expresiones mayores corresponden a solubilización de fosfato, amonificación y quitinasa para opuntia (**Figura 7b**) y amilasa, catalasa, quitinasa, y amonificadores para *Agave* (**Figura 7c**).

Orden	Familia	Nombre científico
Hypocreales	Hypocreaceae	<i>Acremonium sp. 1</i>
		<i>Acremonium sp. 2</i>
		<i>Acremonium sp. 3</i>
		<i>Acremonium sp. 4</i>
		<i>Gliocladium sp. 1</i>
		<i>Sepedonium sp. 1</i>
		<i>Sepedonium sp. 2</i>
	Nectriaceae	<i>Fusarium sp. 1</i>
Eurotiales	Aspergillaceae	<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>Penicillium sp. 1</i>

Penicillium sp. 2

Penicillium sp. 3

Penicillium sp. 4

Penicillium sp. 5

Onygenales

Ajellomycetaceae

Blastomyces sp. 1

Helotiales

Sclerotiniaceae

Botrytis sp. 1

Botrytis sp. 2

Botrytis sp. 3

Botrytis sp. 4

Botrytis sp. 5

Botrytis sp. 6

Botrytis sp. 7

Mortierellales

Mortierellaceae

Mortierella sp. 1

Mortierella sp. 2

Glomerellales

Plectosphaerelaceae

Verticillium sp. 1

No determinados

n. d. sp. 1

n. d. sp. 2

n. d. sp. 3

Tabla 1. Listado taxonómico; géneros, órdenes y familias actualizadas obtenidas en Mycobank.

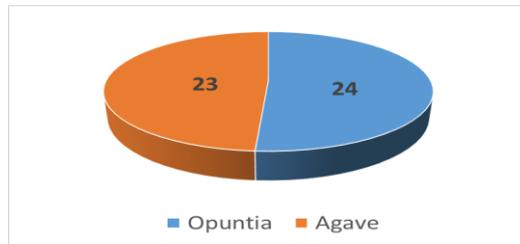


Figura 3. Riqueza de especies por microambiente

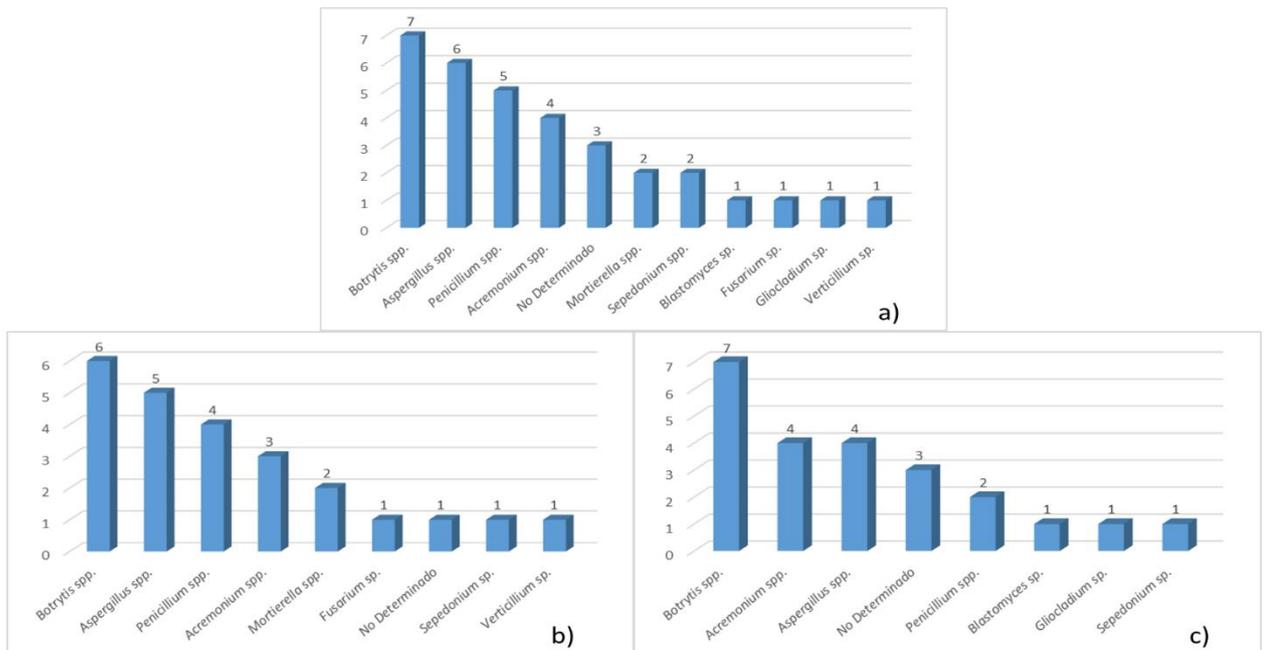


Figura 4. Riqueza de especies por género general (a), por microambiente de nopal (b) y agave (c).

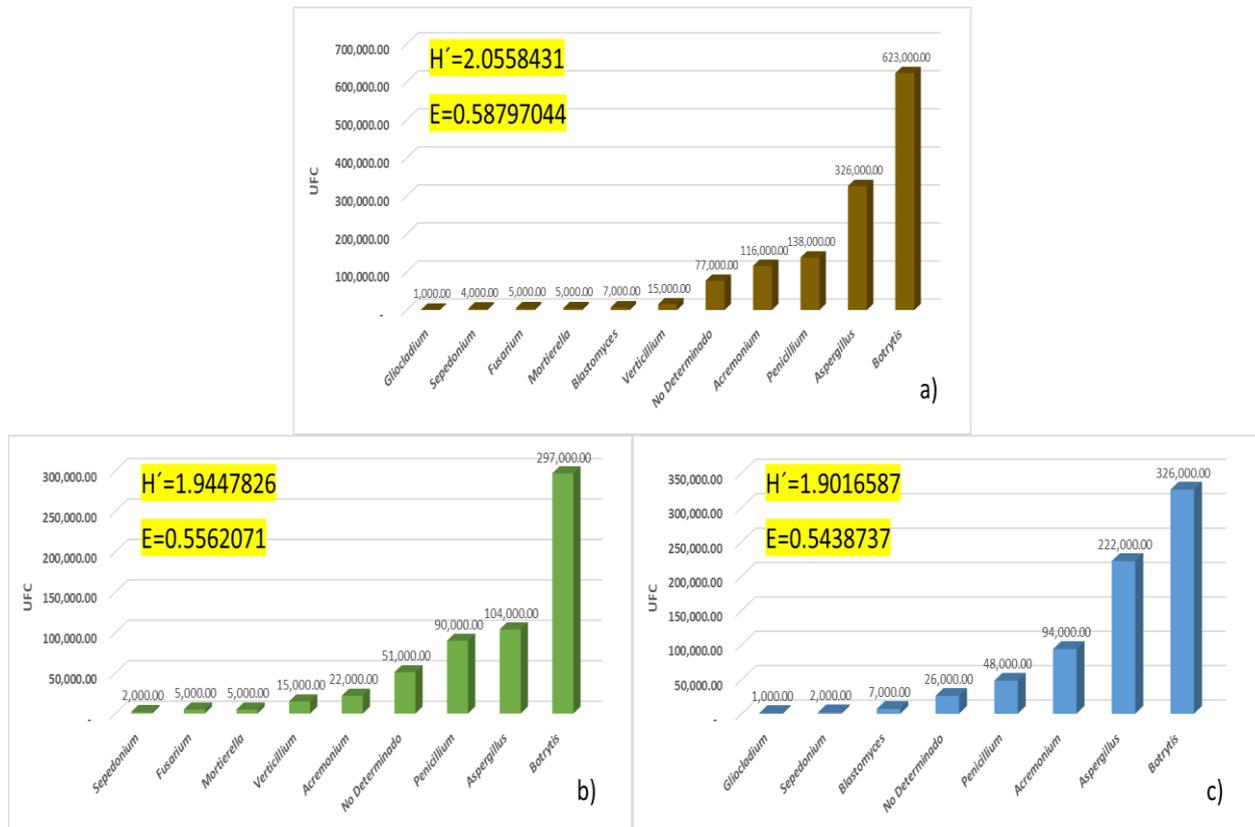


Figura 5. Abundancia por géneros en 1g. de suelo, general (a), por microambiente de *Opuntia* (b) y *Agave* (c); H= diversidad de Shannon-Wiener, E = equitatividad.

	AMS	CTA	LPS	SOF	QTN	CEL	AMN	FSF	PRT
<i>Acremonium sp. 1</i>	+++	++	++	+++	+	-	+	+	-
<i>Acremonium sp. 2</i>	+++	+	+++	+	++	-	-	+	-
<i>Acremonium sp. 3</i>	+++	+++	++	+++	+	-	+++	++	-
<i>Acremonium sp. 4</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>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>Fusarium sp. 1</i>	+	-	++	+++	+	-	+	+	-
<i>Gliocladium sp. 1</i>	++	-	+++	-	+	-	++	++	+
<i>Mortierella sp. 1</i>	++	+++	+	+++	-	-	++	+++	-
<i>Mortierella sp. 2</i>	+++	+++	+	+++	++	-	+++	+	-
<i>n. d. 1</i>	+	++	-	+++	+++	-	+	++	+
<i>n. d. 2</i>	+++	+++	+	+++	+	-	+++	-	+++

<i>n. d. 3</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>Sepedonium sp. 1</i>	++	++	-	+	++	+++	+	+	-
<i>Sepedonium sp. 2</i>	+	-	++	+	+	+	+	+	-
<i>Verticillium sp. 1</i>	-	++	-	-	++	+++	+	+	+

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

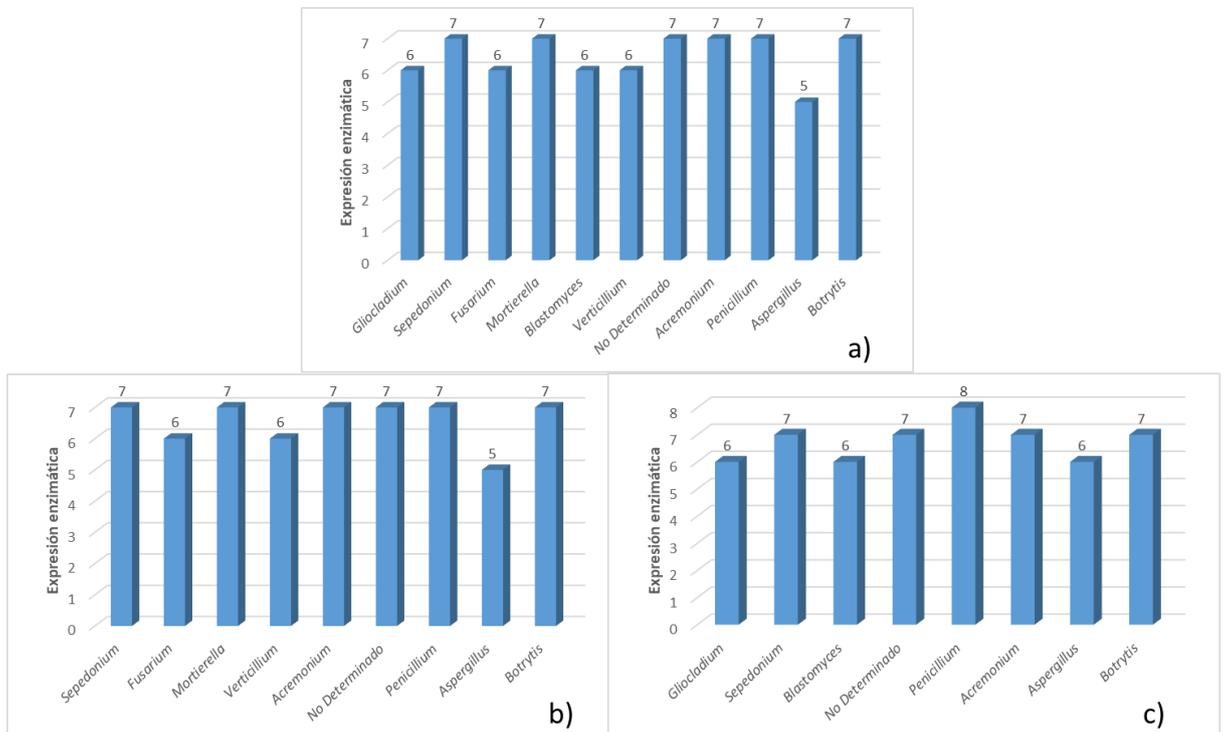


Figura 6. Expresión enzimática por géneros general (a), y por microambientes de *Opuntia* (b) y *Agave* (c).

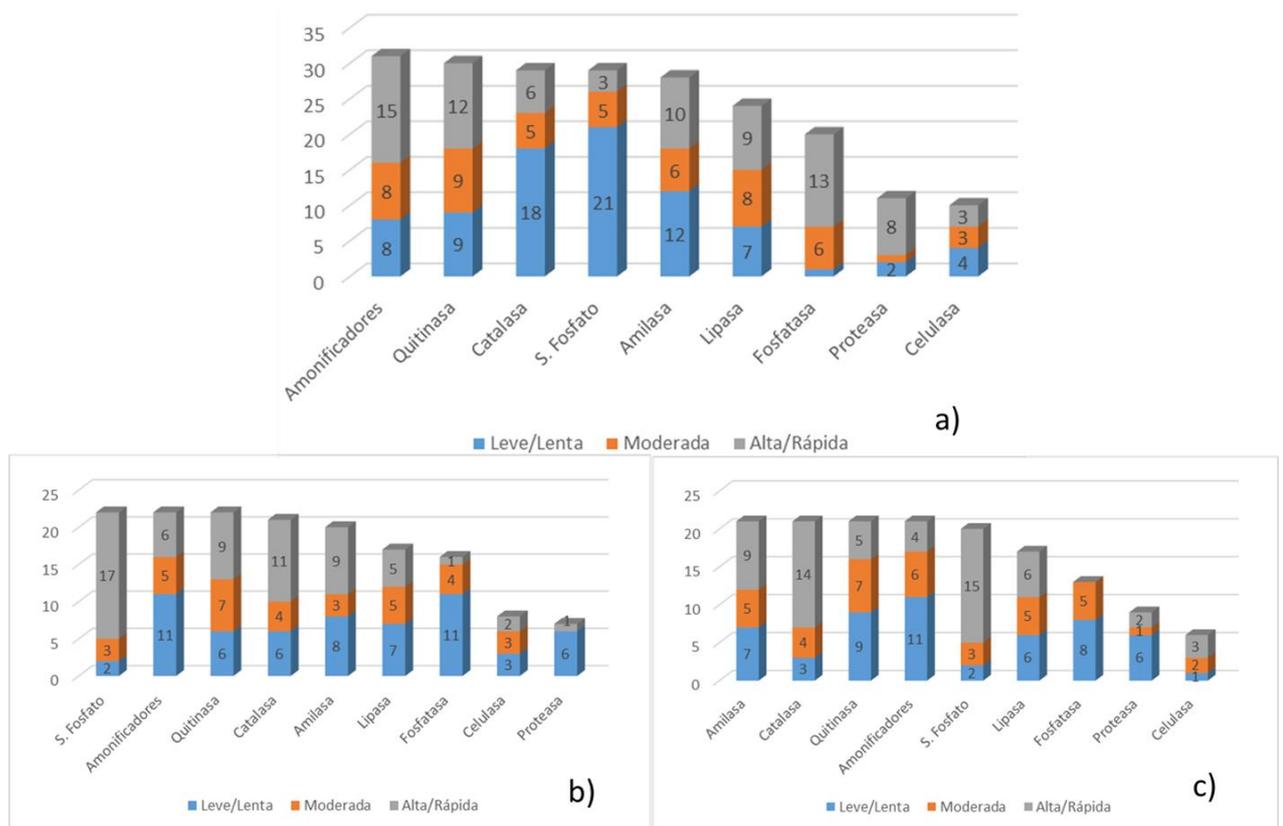


Figura 7. Organismos por intensidad de respuesta positiva general (a), en microambiente de *Opuntia* (b) y *Agave* (c).

	pH	CIC	MO
Opuntia	4.79	20.52	24.04%
Agave	5.17	26.13	24.16%

Tabla 3. Parámetros fisicoquímicos.

Discusión

En el presente trabajo se encontraron 47 morfotipos en la comunidad microfúngica asociada a *Agave* y *Opuntia* dentro del sistema forestal de *Pinus cembroides*. La identificación mostró 30 especies taxonómicas. Esto parece una riqueza alta en relación a otros reportes. Por ejemplo, es el doble de lo documentado por Monroy-Ata y Ramírez-Saldívar (2018) para tres comunidades vegetales dominadas por especies de *Agave* y *Opuntia* en matorrales xerófilos del Valle del Mezquital en el estado de Hidalgo con entre 13 y 15 especies. Sin embargo, en la misma región Chimal-Sánchez *et al.* (2015) encuentran prácticamente la misma riqueza que la señalada en esta investigación (29 especies). Otro estudio que reporta una riqueza menor se evaluó sobre parcelas de cultivo en zonas áridas de Coahuila encontrando entre 23 y 12 especies de microhongos de suelo (Samaniego-Gaxiola y Chew-Madinaveitia, 2007).

La diferencia entre la riqueza reportada en la literatura y la asociada a las especies suculentas en el bosque de Santa Catarina puede deberse a los factores que conlleva el proceso de perturbación en el Valle del Mezquital y la zona agrícola de Coahuila. De acuerdo con Ariena *et al.* (2006) la riqueza microbiana es afectada por factores como los cultivos y la adición de nutrientes. Murillo-Cuevas *et al.* (2019) mencionan que la alteración por el hombre, vegetación nativa intervenida, laboreo agrícola y manejo ganadero favorecen la colonización por organismos con características de tolerancia, adaptabilidad y resiliencia a las perturbaciones inducidas. El efecto de la perturbación sobre la riqueza de especies se puede confirmar con el trabajo de Chimal-Sánchez *et al.* (2015) quienes comparan dos matorrales xerófilos con presencia de *Cylindropuntia* y encuentran para el ambiente perturbado por acción del fuego es de apenas 6 especies y para la zona conservada 11 especies. Otra posible explicación a la diferencia en la riqueza microfúngica puede deberse a la presencia de poblaciones de diferentes especies que conforman las comunidades estudiadas, como demuestra Calvo-Vélez *et al.* (2008) un grupo particular de organismos vegetales tienen influencia directa sobre la microfunga asociada a su rizósfera o a los productos excretados por las raíces. Alexander (1980) respalda este argumento mencionando que la riqueza y por consecuencia la

diversidad microbiana en el ecosistema edáfico está mediada por la planta y sus procesos fisiológicos a través de la raíz.

Los géneros más frecuentes en este trabajo fueron *Botrytis*, *Penicillium* y *Aspergillus*. Mientras que Samaniego-Gaxiola y Chew-Madinaveitia (2007) reportaron las mismas abundancias de estos géneros, con excepción de *Botrytis* para una zona árida.

Sin embargo, es destacable una diferencia entre la investigación realizada por los autores señalados anteriormente (Samaniego-Gaxiola y Chew-Madinaveitia, 2007), que consiste en una abundancia alta de hongos del género *Fusarium*, a diferencia de la presente, en la cual este género se encontró entre los menos abundantes y únicamente se aisló de la rizósfera de nopal.

La riqueza y abundancia de especies de los géneros *Aspergillus*, *Botrytis* y *Penicillium* parece deberse en el caso de *Botrytis* a las clamidosporas altamente resistentes a las condiciones adversas del ambiente. *Penicillium* es un género capaz de desarrollarse sobre diversos sustratos, en rangos de temperatura y humedad muy amplios y en ocasiones extremos. Mientras que el *Aspergillus* es un género altamente resistente a periodos de baja o nula humedad (Carrillo, 2003).

Aspergillus presentó un alto número de morfoespecies (6) apenas por debajo de *Botrytis* (7) y por encima de *Penicillium* (5), esto demuestra la capacidad de estos hongos para acoplarse a diferentes sustratos y comportarse como saprófito facultativo, capaz de secretar una amplia gama de enzimas al ambiente siendo las más comunes: tanasa, α -amilasa, oxidasa, catalasa, deshidrogenasa, hidrolasa, celulasa y pectinasa (Mendoza y Torres, 2016; Gómez-Rojas *et al.*, 2021).

La presencia del género *Fusarium* en la rizósfera de los nopales se explicaría por su afinidad como patógeno de opuntias, aunque no siempre se comporta de forma perjudicial y en ocasiones se ha encontrado como hongo endófito. Además de los parámetros fisicoquímicos como acidez y exceso de materia orgánica. Este mismo género de hongos se ha reportado como un biocontrolador de otras especies fúngicas a través de micotoxinas (Flores-Flores *et al.*, 2013; Franco de Souza *et al.*, 2010; Garcés de Granada *et al.*, 2001; Swart y Kriel, 2002). Mientras que el género

Verticillium se reconoce como un patógeno no específico de organismos vegetales.(Domsch *et al.*, 1980)

La diversidad en general a pesar de encontrarse en un sitio sin perturbación resultó media baja (2.05). Al igual que los valores de diversidad individual para las comunidades microfúngicas asociadas a nopales y agaves, que, si bien no presentaron diferencias significativas, sus índices de diversidad (1.9) y equitatividad (0.5) fueron bajos, concordando con los resultados de Monroy-Ata y Ramírez-Saldívar (2018) que obtuvieron valores de diversidad cercanos a 2.

Aunque Flanagan (1981) menciona que la diversidad baja es común para zonas perturbadas, Martínez (1999) reporta que la homogeneidad de un sistema forestal es un factor determinante de la diversidad, pues la presencia dominante de ciertas especies vegetales favorece la dominancia de especies fúngicas que puedan aprovechar la materia orgánica y descomponer las sustancias recalcitrantes provenientes de estas plantas. En el bosque de Santa Catarina las especies mayormente pertenecientes a los géneros *Opuntia* y *Agave* favorecen la dominancia de los microhongos *Aspergillus*, *Botrytis* y *Penicillium* que como se observa en sus perfiles enzimáticos (**Tabla 2**) son los únicos, con excepción de *Verticillium*, que presentan las enzimas celulasa y catalasa.

Es importante mencionar que los valores de diversidad microfúngica en el suelo de zonas áridas apenas se reportan en uno de los trabajos consultados, por lo que esto sería motivo para realizar mayores estudios al respecto.

De acuerdo con Gómez-Luna *et al.* (2011) existe una relación entre aspectos bióticos y abióticos como factores influyentes en la diversidad de las comunidades edáficas. En este contexto resaltan que el aumento de las comunidades de bacterias y hongos edáficos (consorcio microbiano) en un sistema forestal templado está influenciado por variaciones fisicoquímicas del suelo como el incremento de pH, iones de calcio, potasio y la reducción de materia orgánica y fósforo, como ocurre en Santa Catarina, pues la humedad casi inexistente durante gran parte del año, la acidez del suelo, y la abundancia de materia orgánica (**Tabla 3**) favorecen el establecimiento de algunos hongos, mientras que limitan la aparición de otros más sensibles a condiciones extremas.

Sin embargo, a pesar de la dominancia de algunas especies fúngicas, un suelo saludable se comprende como un ecosistema funcional y estable en el que existe diversidad taxonómica, de actividad biológica y un ciclo interno de nutrientes en el que participa esta diversidad en grupos funcionales (Ariena *et al.*, 2006). Lo que explicaría por qué solo algunas especies de los géneros más abundantes presentan enzimas capaces de degradar ligninas y celulosas, dejando disponibles los nutrientes derivados de su digestión para otras especies más específicas en relación al sustrato o más sensibles a las condiciones ambientales, además que en un muestreo puntual como el que se realizó en el presente trabajo es probable que la dominancia y equitatividad se relacionen con la calidad de los sustratos disponibles en ese momento.

Como mencionan Martínez-Anaya *et al.* (2008) la diversidad microfúngica está mediada en gran parte por residuos de origen vegetal, generando una interacción comunitaria benéfica. En donde una especie ataca un sustrato no aprovechable por la segunda especie. Estos residuos influyen sobre la germinación de las estructuras de resistencia (clamidosporas de *Fusarium*, conidios de *Verticillium*, etc.) de varios hongos, beneficiando al componente microfúngico al ofrecerle fuentes de energía. Esta relación beneficia patógenos vegetales que no son competidores fuertes y permanecen en estados de resistencia a causa de la disminución de nutrientes o por fungistasis (Alexander, 1980). Los exudados o excreciones de las raíces de una planta son suficiente para determinar la diversidad, el éxito reproductivo y de establecimiento de las poblaciones de microhongos en la rizósfera, así como la dinámica poblacional y su actividad funcional alrededor de las raíces (Calvo-Vélez *et al.*, 2008).

Las condiciones de temperaturas y humedad variables provocan la disminución de otras especies menos tolerantes permitiendo el establecimiento de géneros como *Aspergillus* y *Penicillium* que a su vez pueden secretar micotoxinas que evitan la aparición de especies susceptibles a estas. Los microhongos también son capaces de secretar toxinas que inhiben el crecimiento de otros organismos vegetales provocando el fenómeno de retroalimentación positiva (Carrillo, 2003; Guerrero, 2006; Reynolds *et al.*, 2003).

En el presente trabajo no se encontraron diferencias significativas entre la riqueza y diversidad de las comunidades microfúngicas asociadas al suelo de nopales

y agaves (**Figuras 4 y 5**). Este patrón, sin embargo, no coincide en el aspecto funcional enzimático de los microambientes (**Tabla 2**), posiblemente debido a la sucesión fúngica relacionada a la degradación de los sustratos. Como explican Yamashita *et al.* (2012) la composición de la comunidad fúngica está relacionada con la edad o madurez del entorno forestal, así como la cantidad de residuos de origen vegetal disponibles para su degradación.

En general, en la literatura para estos tipos de comunidades el perfil enzimático es muy fragmentado y escaso, aunque permite contrastar los resultados y reconocer la dinámica comunitaria. En este caso los resultados enzimáticos demuestran una comunidad poco especializada con actividades enzimáticas de sustratos no específicos y preparada para degradar diferentes sustancias simples, así como un grupo reducido de microhongos capaces de digerir moléculas más complejas como la lignina, quitina o celulosa (Monroy-Ata y Ramírez-Saldívar, 2018; Mora-Gomez *et al.* 2016; Saiz-Jimenez, 1984; Valenzuela *et al.* 2001). Estas cualidades se reflejan en que para la serie de 9 pruebas enzimáticas aplicadas en la comunidad microfúngica de Santa Catarina, el promedio general de expresión enzimática es de 6 (**Figura 6a**), mientras que en los sustratos asociados a nopal y agave los promedios son de 7 y 6 respectivamente (**Figuras 6b y 6c**).

Es importante destacar que la mayoría de estos organismos cuentan con la combinación de al menos dos de una serie de enzimas esenciales para la degradación de las barreras de protección de cactáceas y agaváceas (amilasas, celulasas y proteasas) reportadas por Valencia-Guerrero *et al.* (2011) y Marchi *et al.* (2006), lo que sugiere saprobiontes que pueden actuar como parásitos o patógenos facultativos bajo condiciones de estrés nutrimental.

Adicionalmente a la expresión enzimática, también se percibe diferencia en la intensidad o velocidad de respuesta de cada una de las actividades enzimáticas (**Figura 7**). Este patrón tiene un comportamiento dependiente del sustrato, resultando que las expresiones mayores corresponden a solubilización de fosfato, amonificación y quitinasa para *Opuntia* (**Figura 7b**) y amilasa, catalasa, quitinasa, y amonificadores para *Agave* (**Figura 7c**) siendo determinantes para establecer el periodo o etapa sucesional en que pueden intervenir dichas enzimas.

Las actividades enzimáticas evaluadas para la comunidad microfúngica presente en el suelo de Santa Catarina forman parte de los ciclos de carbono, nitrógeno y fósforo. Las enzimas que intervienen principalmente en el ciclo de C son la degradación de ligninas mediante peroxidasas evidentes con la prueba de catalasa, seguidas por la hidrólisis de celulosas en la cual los hongos celulolíticos descomponen esta azúcar compleja en ácidos orgánicos aprovechables por otros hongos no celulolíticos, la amilasa que hidroliza el almidón, principal sustancia de reserva vegetal y la actividad de quitinasa, enzima que degrada azúcares complejas de origen animal, fúngico o incluso bacteriano, por otro lado las lipasas, capaces de hidrolizar ésteres o triacilglicéridos de cadenas largas, convierten moléculas complejas en ácidos grasos y glicerol. De esta manera se forman redes nutricionales que permiten el establecimiento de especies nutricionalmente selectivas o exigentes, (Alexander, 1980; Martínez-Corona *et al.* 2019; Osuna-Avila *et al.* 2012).

Respecto al ciclo del fósforo en primer lugar se encuentran las fosfatasas que mineralizan este nutriente orgánico mediante enzimas que pueden ser ácidas o alcalinas, cobrando relevancia ecológica especialmente para el desarrollo vegetal, para Santa Catarina los grupos de hongos pertenecientes a *Penicillium* y *Mortierella* resultaron ser los de mayor actividad de fosfatasa, contrastando con los resultados de Tarafdar *et al.* (1988) quienes reportan a *Aspergillus* y *Penicillium* como los de mayor actividad de fosfatasas en suelos áridos.

En la rizósfera otro grupo fisiológico importante es el de organismos amonificadores, así como los organismos con actividad proteolítica. Esto se debe en parte a los compuestos orgánicos de nitrógeno presentes en el ambiente, pues los amonificadores y proteolíticos no tienen sustratos específicos. La mineralización de nitrógeno es lenta por causa de las plantas, pues se realizan reacciones que inmovilizan el nitrógeno para descomponer las abundantes sustancias orgánicas alrededor de las raíces (Alexander, 1980).

Los microhongos presentes en el ecosistema edáfico pueden manifestar tres tipos de comportamiento: saprobios, parásitos patógenos. Durante la interacción benéfica entre especies micóticas, los organismos intervienen en el sustrato de forma sucesional proporcionando una serie de productos que pueden aprovechar otros miembros de la comunidad, dependiendo de su perfil funcional. En este proceso

destaca la degradación de celulosas, descomponiendo esta azúcar compleja en ácidos orgánicos aprovechables por otros hongos no celulolíticos (Alexander, 1980). Para la comunidad microfúngica de Santa Catarina resultó ser una actividad clave llevada a cabo por apenas diez especies.

Con base en los resultados y la literatura consultada, se tendrían las siguientes implicaciones (**Anexo 1**):

Se puede afirmar que aproximadamente de cada cuatro especies dos serán saprobias y dos serán parásitos-patógenos y mutualistas respectivamente (**Figura 8**).

También se puede asegurar que, de cada diez especies, cuatro actúan en etapas tempranas, cuatro en intermedias y tan solo dos en etapas tardías (**Figura 9**).

Esto nos permite observar que la mayoría de los organismos están presentes desde etapas tempranas (**Figuras 9, 10 y 11**) comportándose como saprobios sobre sustratos de mayor disponibilidad y de fácil degradación (azúcares y ácidos orgánicos de origen vegetal) (Gómez-Cornelio y Morón-Ríos, 2018). Este mismo grupo de organismos permanecen como degradadores, sin embargo, debido a limitaciones de sustrato o condiciones desfavorables pueden llegar a comportarse como parásitos y/o patógenos, mientras que los hongos afines a sustratos recalcitrantes se mantienen en la etapa tardía (Monroy-Ata y Ramírez-Saldívar, 2018; Valencia-Guerrero, 2011 *et al.*; Yamashita *et al.* 2012).

En cuanto a los organismos que figuran como parásitos-patógenos en etapas tempranas e intermedias, estos suelen ser saprobiontes cuyo perfil enzimático facultativo los hace capaces de penetrar y degradar las barreras de protección de la planta bajo condiciones de estrés.

Por otra parte, el perfil enzimático caracteriza a ciertas especies como microhongos mutualistas, que son más numerosos para etapas tempranas, disminuyendo en la etapa intermedia y finalmente para la etapa tardía se encontraría un mínimo de estos organismos como se puede ilustrar con especies de los géneros

Acremonium, *Botrytis*, *Fusarium* y *Sepedonium* . Este comportamiento se explicaría con base a que este grupo tiene mayor persistencia relacionada a las raíces permanentes, lo cual no ocurre en plantas suculentas adaptadas a ambientes adversos y suelos incipientes como es el caso del Leptosol, pues nopales y agaves, han desarrollado raíces adventicias presentes durante los periodos de humedad, que es cuando ocurren con mayor frecuencia las sucesiones tempranas y se facilita la asociación con la raíz que desaparece en la temporada de sequía, cuando quedan disponibles los sustratos más recalcitrantes (Baldrian, 2017; Yamashita *et al.* 2012).

Es notable que la riqueza de microorganismos fúngicos en cada etapa sucesional presenta diferencias por microambiente relacionadas a la cantidad y calidad de la materia orgánica que aporta cada planta (**Figura 11**). En el caso de *Opuntia*, el nopal prácticamente no aporta materia vegetal, y cuando lo hace esta proviene de los cladodios que son ricos en ligninas (29%) y celulosas (25%) sustratos recalcitrantes que favorecen la actividad parásita y/o patógena de organismos facultativos (Góngora-Cauich, 2016). Mientras que el agave aporta material vegetal foliar con lignina (7%) y celulosa (22%), pero con mayor presencia de compuestos de fácil degradación (45%), como son grasas, azúcares simples, nitratos y nitritos, además de proteínas (8%) (Alonso y Rigal, 1997; Carmona *et al.* 2017).

Lo anterior podría explicar el comportamiento general de las especies, como es el caso de *Botrytis* (**Figuras 10b y 11b**), en nopal se perfila como un hongo de hábito principalmente saprobio, pero con tendencia a presentarse como patógeno facultativo que penetra el tallo de las opuntias y rara vez establece relaciones mutualistas. Además de ser un organismo que realiza su actividad degradadora durante la etapa temprana, mientras que su actividad intermedia combina aspectos patógenos y saprobios, y finalmente en la etapa tardía sólo permanecerán activos los organismos con capacidad degradadora de ligninas y celulosas. Mientras que para el agave los hábitos microfúngicos son similares, no así la intervención por etapa sucesional, pues, aunque en su mayoría son tempranos, cerca de dos terceras partes de estos se mantienen durante las etapas intermedia y tardía, posiblemente para digerir el material recalcitrante que no fue degradado en las primeras fases de la sucesión.

Finalmente se podría graficar la dinámica del ecosistema para el momento puntual del muestreo durante la temporada de sequía (**Figura 12**). Donde se observa que los microhongos presentes en Santa Catarina debido a las condiciones adversas del ambiente, periodos prolongados de sequía, pH ácido, el aporte de materia orgánica y suelo poco desarrollado, se han adaptado con estrategias que les permiten tener un nicho ecológico amplio a través de su perfil enzimático flexible y poco específico. Encontrando una mayor proporción de saprobios que además actúan como parásitos patógenos facultativos y una menor proporción de los saprobios con sustratos más específicos o patógenos que no tienen enzimas para realizar actividades de descomposición, mientras que las relaciones mutualistas están determinadas totalmente por el entorno.

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

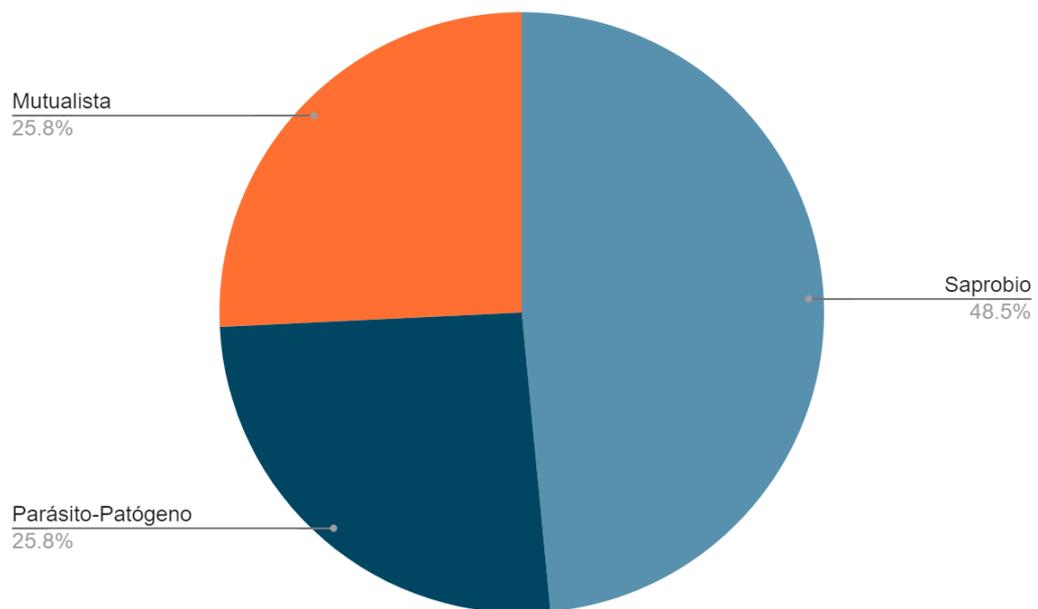


Figura 8. Estructura de la comunidad según el sustrato.

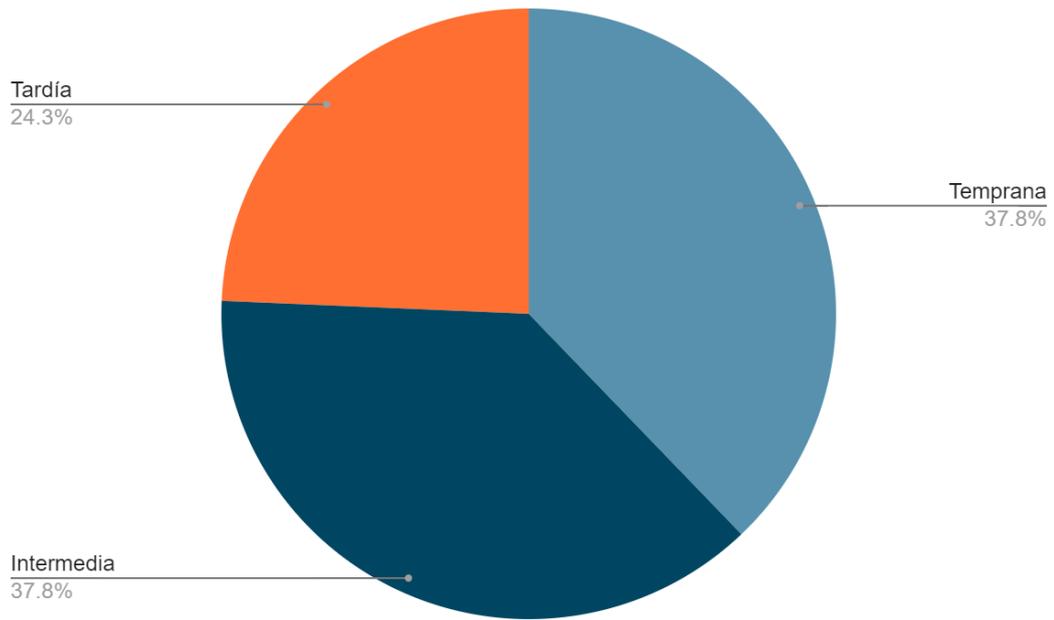


Figura 9. Proceso sucesional de la comunidad microfúngica y sus etapas.

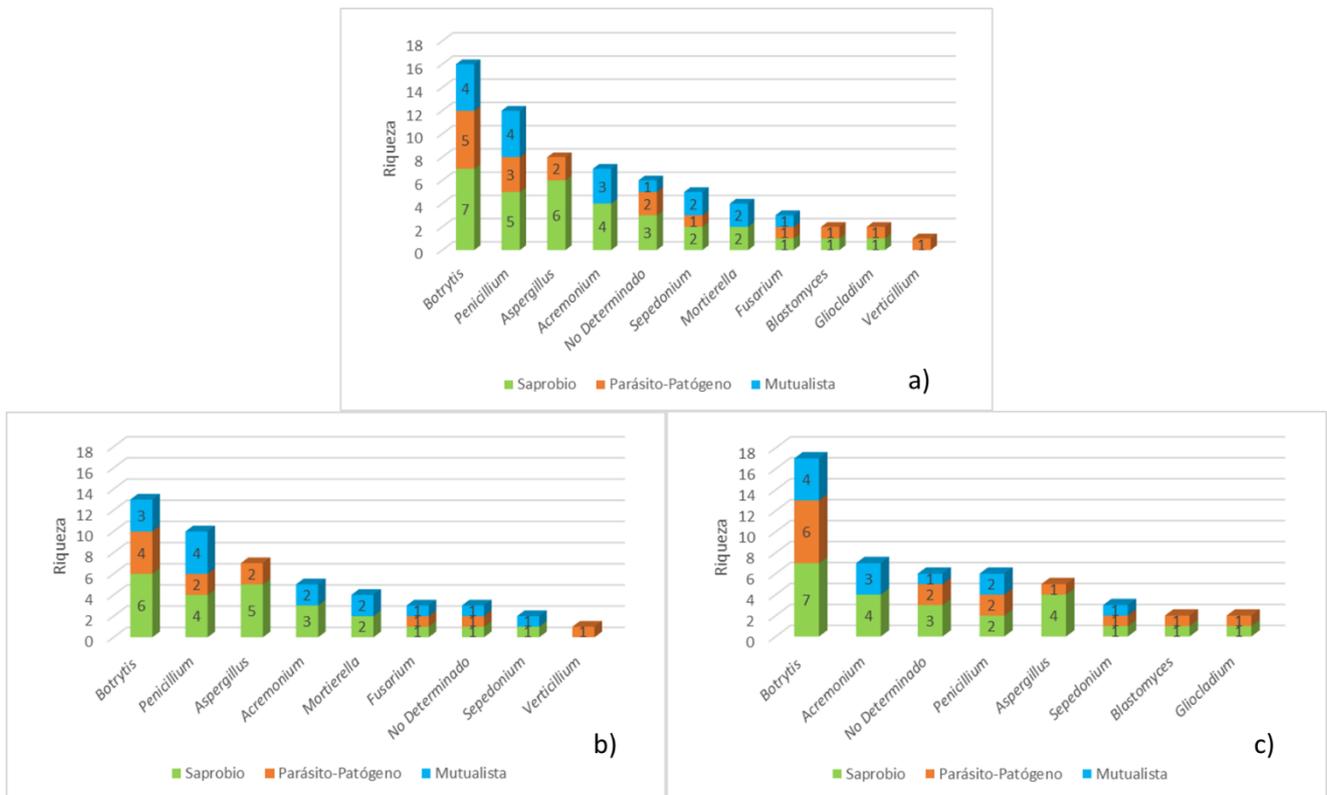


Figura 10. Estructura general de la comunidad microfúngica (a), en microambiente de *Opuntia* (b) y de *Agave* (c).

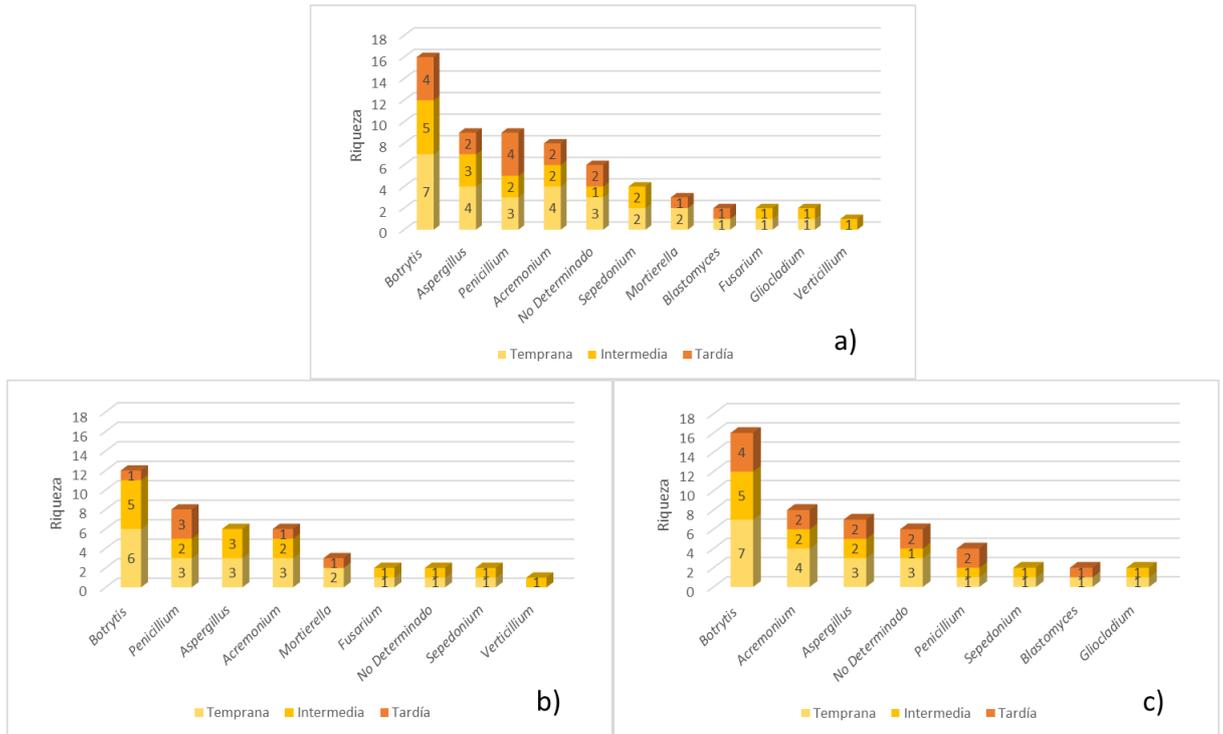


Figura 11. Proceso sucesional y su riqueza genérica por etapa general (a), para microambiente de nopal (b) y de agave (c).

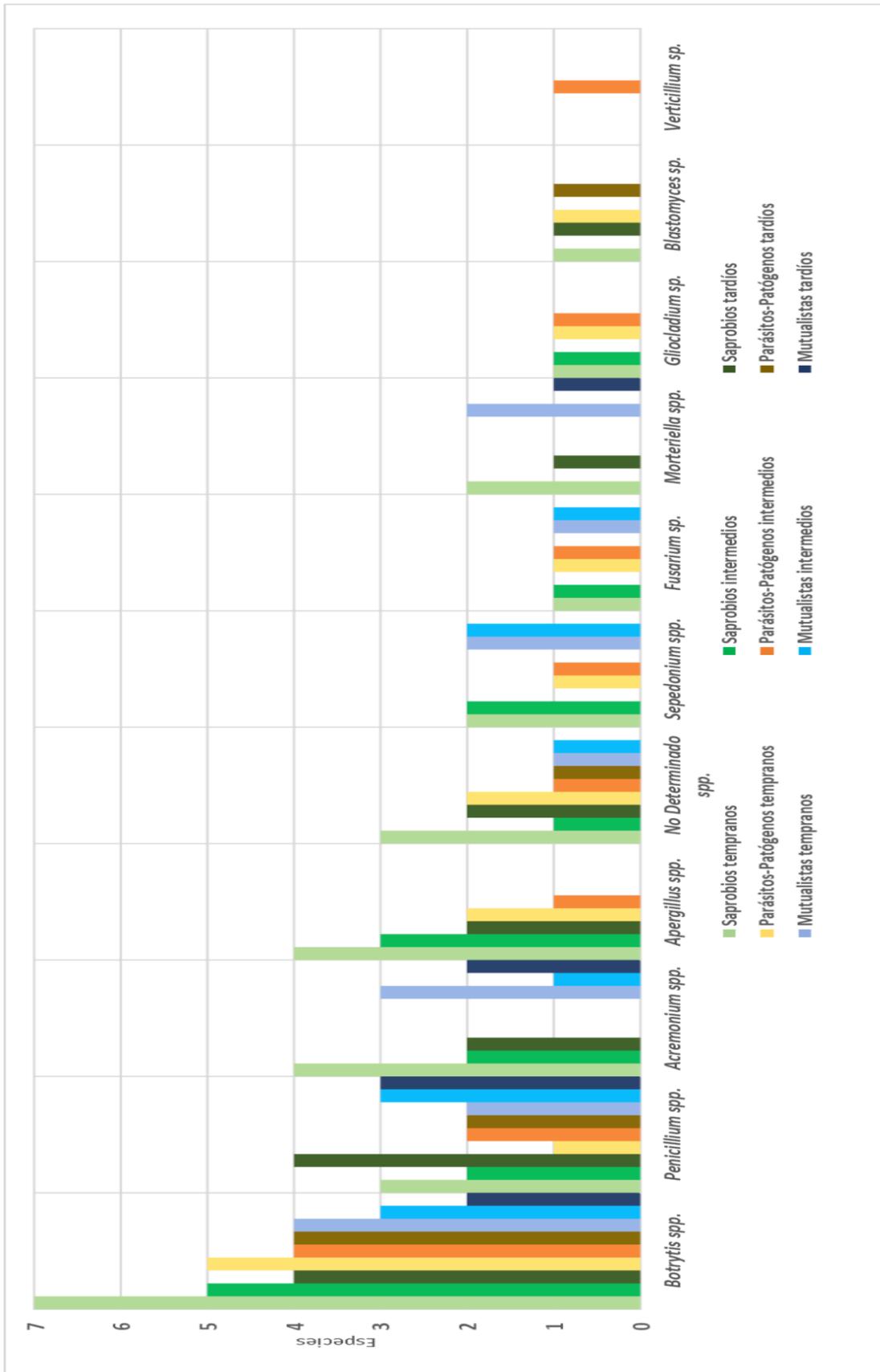


Figura 12. Dinámica comunitaria por etapa sucesional.

Conclusiones

- La riqueza taxonómica de microhongos edáficos en el bosque de *Pinus cembroides* asociados a especies suculentas puede considerarse alta para una zona árida y un suelo poco desarrollado de tipo Leptosol.
- Los géneros más frecuentes fueron *Botrytis*, *Aspergillus* y *Penicillium* con cerca del 60% de los morfotipos.
- Los géneros menos representados fueron *Blastomyces*, *Gliocladium*, *Fusarium*, *Mortierella* y *Sepedonium* con apenas 15% de los morfotipos.
- La riqueza reportada en este trabajo es independiente de la composición vegetal del entorno: son semejantes en riqueza los microambientes de nopal y agave.
- *Botrytis* y *Aspergillus* fueron los géneros dominantes (más de dos tercios de la abundancia total).
- En ambos microambientes la diversidad y equitatividad encontrada en las comunidades microfúngicas fue baja.
- En promedio cada especie microfúngica expresó 6 enzimas de 9 evaluadas, determinadas por la composición y origen del sustrato disponible. Con extremos de 2 y 8 enzimas para *Aspergillus* y *Penicillium* respectivamente y la comunidad microfúngica de Santa Catarina se clasifica principalmente como saprobia temprana, en este contexto.
- Si bien no existen diferencias estructurales entre las comunidades asociadas a *Opuntia* y *Agave*, si existe en cuanto a la cuestión funcional y sucesional.

Referencias bibliográficas

- Alexander M. (1980). *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.
- Alonso, M. y Rigal, L. (1997). Caracterización y valoración del bagazo de Agave tequilana Weber de la Industria del Tequila. *Revista Chapingo, Serie Horticultura*, 3(2): 31-39.
- Alvear, M., Urra, C., Huaiquilao, 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. *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.
- Ariena H., Van Bruggen A., Semenov M., Van Diepeningen A., De Vos O. y Blok W. (2006). Relation between soil health, wave-like fluctuations in microbial populations, and soil-borne plant disease management. *European Journal of Plant Pathology*, 115: 105-122.
- Atlas, R. y Bartha, R (2001). *Ecología Microbiana y Microbiología Ambiental*. Addison Wesley.
- Ávila-Torres, D. (2018). Aislamiento y caracterización de microorganismos de la rizósfera de agave pulquero, con potencial efecto promotor del crecimiento vegetal. Tesis de Maestría en Ciencias en Biología Experimental, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Instituto de Investigaciones Químico-Biológicas.
- Baldrian, P. (2017). Forest microbiome: diversity, complexity and dynamics. *FEMS Microbiology Reviews*, 40(41): 109–130.

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

Beltrán, M. (2014). La solubilización de fosfatos como estrategia microbiana para promover el crecimiento vegetal. Corpoica. Ciencia y Tecnología Agropecuaria, 15(1).

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.

Brandan N., Llanos C., Barrios B., Escalante M. A. P. y Ruíz D. D. (2008). Enzimas. Universidad Nacional del Nordeste, Facultad de Medicina, Cátedra de Bioquímica. págs 1-5.

Bravo-Hollis, H. (1937). Las cactáceas de México, volumen 1. Universidad Nacional Autónoma de México, Dirección General de Publicaciones. págs: 62-83.

Burns, R. (1978). Enzyme activity in soil: Some theoretical and practical considerations. Soil Enzyme. Academic Press. págs 295-340.

Cain, R. (1972). Evolution of the Fungi. Mycologia, 64: 1-14.

Calvo-Vélez, P., Reymundo-Meneses, L., y Zúñiga-Dávila, D. (2008). Estudio de las poblaciones microbianas de la rizósfera del cultivo de papa (*Solanum tuberosum*) en zonas altoandinas. Ecología Aplicada, 7(1-2): 141-148.

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.

Carmona, J., Morales-Martínez, T., Solange M., Castillo-Quiroz, D. y Ríos-González, L. (2017). Propiedades químicas, estructurales y funcionales de la lechuguilla (Agave lechuguilla Torr.). *Revista mexicana de ciencias forestales*, 8(42): 100-122.

Carrillo L. (2003). *Los hongos de los alimentos y los forrajes*. Universidad Nacional de Salta.

Castelli, J. y Casper, B. (2003). Intraspecific AM fungal variation contributes to plant–fungal feedback in a serpentine grassland. *Ecology*, 84, 323–336.

Chan-Cupul, W., Heredia-Abarca, G. y Rodríguez-Vásquez, R. Aislamiento y evaluación de la actividad ligninolítica de macromicetos del estado de Veracruz, México. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 32 (3), 339-351.

Chimal-Sánchez, E., García-Sánchez, R. y Hernández-Cuevas, L. (2015). Gran riqueza de hongos micorrizógenos arbusculares en el Valle del Mezquital, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Micología*, 41: 15-26.

Chimal-Sánchez E., Araiza-Jacinto M. y Román-Cárdenas V. (2015). El efecto del fuego en la riqueza de especies de hongos micorrizógenos arbusculares asociada a plantas de matorral xerófilo en el Parque Ecológico "Cubitos". *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, 18(2):107-115.

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.

Crespo-González, M., González-Eguiarte, D., Macías, R., Ruiz-Corral, J. y Puga, N. (2018). Caracterización química y física del bagazo de Agave tequilero compostado con biosólidos de vinaza como componente de sustratos para cultivos en contenedor. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 34 (3): 373-382.

Dávila G. y Vázquez D. (2006). Enzimas lignolíticas fúngicas para fines ambientales. *Mensaje Bioquímico*, 30: 29-55.

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

Feugang, J., Monarski, P., Zou, D., Stintzing, F. y Zouc, C. (2006). Nutritional and medicinal use of Cactus pear *Opuntia* spp. Cladodes and fruit. *Frontiers in Bioscience* 11:2574-2589.

Flores-Flores, R., Velázquez-del Valle, M., León-Rodríguez, R., Flores-Moctezuma, H., y Hernández-Lauzardo, A. (2013). Identification of fungal species associated with cladode spot of prickly pear and their sensitivity to chitosan. *Journal of Phytopathology*, 161(7-8): 544-552.

Flanagan, P. (1981). "Fungal taxa, physiological groups and biomass: a comparison between ecosystems" en: *The fungal community*, Wicklow, and G. C. Carroll (eds.). Marcell Dekker, Nueva York. p. 569–592.

Fracchia, S. (2002). *Hongos saprófitos 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 aphidicidal properties. *Fungal Biology*, 115, 1: 1093-1099.

Franco de Souza, A., Cordeiro, N., Araújo, E., Batista, L., y Maria S. (2010). Ocorrência e identificação dos agentes etiológicos de doenças em palma forrageira (*Opuntia ficus-indica* Mill) no semiárido paraibano. *Biotemas* 23:11-20.

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.

Gamarra Lezcano, C., Díaz Lezcano, M., Vera de Ortiz, M., Galeano, M. y Cabrera Cardús, A. (2017). Relación carbono-nitrógeno en suelos de sistemas silvopastoriles del Chaco paraguayo. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 9 (46).

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.iggg.unam.mx/geoigg/biblioteca/archivos/memoria/20190917100949.pdf>

Girish, S. y Ajit, V. (2010). *Soil enzymology*. Springer Science & Business Media.

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-Guiñán, Y. (2004). Actividad de las fosfatasas ácidas y alcalinas (extracelulares e intracelulares) en hongos de la rizosfera de *Arachis hypogaea* (Papilionaceae). *Revista de Biología Tropical*, 52(1): 287-295.

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.

Gómez-Rojas, M., Arboleda-Valencia, J., y Mosquera-Martínez, O. (2021). Género *Aspergillus*: fuente potencial de péptidos bioactivos. *Revista Facultad De Ciencias Básicas*, 17(1): 73-89.

Góngora-Cauich, J. (2016). Establecimiento de un proceso de hidrólisis a partir de cladodios frescos y secos de nopal (*Opuntia* spp.) Para la obtención de azúcares fermentables. Tesis para obtener el grado de Maestro en ciencia y tecnología en la especialidad de procesos agroindustriales. Centro de Investigación y Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco, a. C.

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.

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.

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.

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

Herrera T. (2005). *El Reino de Los Hongos: Micología Básica y Aplicada*. Segunda edición. Fondo de cultura económica.

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>

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

Laureano-Ahuelicán, B., Moreno-Velázquez, M., Hernández-Ramos, L., Alvarado-Rosales, D., Saavedra-Romero, L., Quezada-Salinas, A. y Martínez-Domínguez, E. (2021). Etiología de la costra negra del nopal (*Opuntia ficus-indica*) en México. *Revista mexicana de fitopatología*, 39(2), 329-338.

Lehninger, A., Nelson, D. y Cox, M. (2014). *Principios de Bioquímica*. Sexta edición. Editorial Omega. págs 189-235.

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.

López-Bautista, V., Mora-Aguilera, G., Gutiérrez-Espinosa, M., Mendoza-Ramos, C., Martínez-Bustamante, V., Coria-Contreras, J., Acevedo-Sánchez, G. y Santana-Peñaloza, B. (2020). Caracterización morfológica y molecular de *Fusarium* spp. asociados a la ocurrencia regional de marchitez y pudrición seca del cogollo en *Agave tequilana*. *Revista mexicana de fitopatología*, 38(1): 79-106.

Lutzoni F., Kauff F., Cox C., McLaughlin D., Celio G., Dentinger B., Padamsee M., Hibbett D., James T., Baloch E., Grube M., Reeb V., Hofstetter V., Schoch C., Arnold A., Miadlikowska J., Spatafora J., Johnson D., Hambleton S., Crockett M., Shoemaker R., Sung G., Lücking R., Lumbsch T., O'Donnell K., Binder M., Diederich P., Ertz D., Gueidan C., Hansen K., Harris R., Hosaka K., Lim Y., 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. *American Journal of Botany*, 91(10):1446-80.

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.

Marchi, C., Borges, M. y Mizubuti E. (2006). Atividades amilolítica e pectinolítica de *Alternaria solani* e a relação com a agressividade em tomateiro. *Summa Phytopathologica*, 32 (4): 345-52.

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.

Martínez-Anaya, C., Balcázar-López, E., Dantán-González, E. y Folch-Mallol, J. (2008). Celulasas fúngicas: Aspectos biológicos y aplicaciones en la industria energética. *Revista Latinoamericana de Microbiología*, 50 (3 y 4): 119-131.

Martínez-Corona, R., Cortes-Penagos, C., Madrigal-Pérez, L. y González-Hernández, J. (2019). Hongos y Levaduras: Fábricas de lipasas. *Interciencia: Revista de ciencia y tecnología de América*, 44 (7): 378-385.

McKee T. 2003. *Bioquímica: La base molecular de la vida*. Tercera edición. Editorial McGraw- Hill.

Medina Díaz, G. y Borrero Ortiz, Y. (2017). Factibilidad para la Creación de una Empresa Productora y Comercializadora de Abono Orgánico a Base de Cactus Nopal en el Departamento de La Guajira Colombia. Proyecto de Grado para obtener el título de: Ingenieros Industriales. Universidad Santo Tomas, Facultad de Ingeniería Industrial.

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., Elosegí, A., Duarte, S., Cassio, F., Pascoal, C. y Romani, 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. *Edafología: Análisis de suelos, manual de métodos*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. pp 94-97.

Murillo-Cuevas, F., Adame-García, J., Cabrera-Mireles, H., y Fernández-Viveros, J. (2019). Fauna y microflora edáfica asociada a diferentes usos de suelo. *Ecosistemas y recursos agropecuarios*, 6(16): 23-33.

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

Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). (2009). *Guía para la Descripción de Suelos*.

Osuna-Avila, P., Barrow, J., Lucero, M. y Aaltonen, R. (2012). Relación entre Cuerpos de Lípidos y Hongos Endofitos. *Terra Latinoamericana*, 30(1): 39-45.

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

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.

Pfening, 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 Pimienta-Barrios E. (1990). El nopal tunero. Universidad de Guadalajara, México.

Posada, R. Sánchez de Prager, M., Sieverding, E., Aguilar-Dorantes, K. y Heredia-Abarca, G. (2022). Relaciones entre los hongos filamentosos y solubilizadores de fosfatos con algunas variables edáficas y el manejo de cafetales. *Rev. biol. trop*, 60 (3): 1075-1096.

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.santacatarinaguanajuato.gob.mx/wp-content/uploads/2019/03/PDM-SANTA-CATARINA-2018-2021.pdf>

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.

Reyes A. y Aguilar G. (2011). Residuos agroindustriales para la producción de proteasas fúngicas. *Cienciacierta* 27.

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.

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

Rodríguez-Mendoza, C., Hernández, L., Pérez-Armendáriz, B. y Juárez, Z. (2021). Bacterias y hongos endófitos de la familia Cactaceae y sus aplicaciones. *Revista especializada en ciencias químico-biológicas*, 24(328).

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-Gaxiola, J. y Chew-Madinaveitia, 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.

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.

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

Servicio Meteorológico Nacional. (20 de noviembre de 2022). Normales Climatológicas por Estado, Guanajuato, Tierra Blanca 1981-2010. Disponible en: <https://smn.conagua.gob.mx/es/informacion-climatologica-por-estado?estado=gto>

Sharma, J., y Mishra, S. (1993). Microbial enzyme activities related to litter decomposition near a highway in a sub-tropical forest of north east India. *Soil Biology & Biochemistry* 25: 1763 -1770.

Swart W. y Kriel W. (2002). Pathogens associated with necrosis of cactus pear cladodes in South Africa. *Plant Disease* 86(6): 693.

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

Tarafdar, J., Rao, A. y Bala, K. (1988). Production of phosphatase by fungi isolated from desert soils. *Folia Microbiologica*, 33: 453-457.

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.

Valencia-Guerrero, M., Quevedo-Hidalgo, B., Franco-Correa, M., Díez-Ortega, H., Parra-Giraldo, C. y Rodríguez-Bocanegra, M. (2011). Evaluación de actividades enzimáticas de *Fusarium* spp., aislados de lesiones en humanos, animales y plantas. *Universitas Scientiarum*, 16(2).

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 aphylophoraceous 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.

Anexo 1

Dinámica microfúngica en el ecosistema.

Microambiente	Especie	Enzimas										Hábito			Etapa sucesional		
		AMS	CTA	LPS	SOF	QTN	CEL	AMN	FSF	PRT	Saprobio	Parásito-Patógeno	Mutualista	Temprana	Media	Tardia	
Opuntia/Agave	<i>Acremonium sp. 1</i>	+++	++	++	+++	+	-	+	+	-	1		1	1	1		
Opuntia/Agave	<i>Acremonium sp. 2</i>	+++	+	+++	+	++	-	-	+	-	1			1	1		
Opuntia/Agave	<i>Acremonium sp. 3</i>	+++	+++	++	+++	+	-	+++	++	-	1		1	1		1	
Agave	<i>Acremonium sp. 4</i>	++	+++	+++	++	+	-	++	+	-	1		1	1		1	
Opuntia/Agave	<i>Aspergillus sp. 1</i>	+	+	-	+++	-	-	+	-	+	1	1		1			
Agave	<i>Aspergillus sp. 2</i>	+	+++	-	+++	++	-	++	-	-	1			1		1	
Opuntia/Agave	<i>Aspergillus sp. 3</i>	+++	+++	+	+++	+++	-	++	-	-	1			1		1	
Opuntia	<i>Aspergillus sp. 4</i>	+++	+	+++	+++	+++	+	+++	-	-	1	1		1	1		
Opuntia	<i>Aspergillus sp. 5</i>	-	+	+	++	+++	-	+	-	-	1				1		
Opuntia/Agave	<i>Aspergillus sp. 6</i>	-	+	-	-	+++	-	-	-	-	1				1		
Agave	<i>Blastomyces sp. 1</i>	+++	+++	+	-	+	-	+	-	++	1	1		1		1	
Opuntia/Agave	<i>Botrytis sp. 1</i>	+	+++	+	+++	++	+	++	+	-	1	1	1	1	1	1	
Opuntia/Agave	<i>Botrytis sp. 2</i>	++	+++	+++	++	++	-	+	-	-	1			1		1	
Opuntia/Agave	<i>Botrytis sp. 3</i>	+	+++	+++	+++	+++	+++	++	-	+++	1	1		1	1	1	
Opuntia/Agave	<i>Botrytis sp. 4</i>	+	+++	++	+++	-	+++	+++	-	-	1	1		1	1		
Agave	<i>Botrytis sp. 5</i>	+++	+++	+	+++	++	-	+	+	+	1	1	1	1		1	
Opuntia/Agave	<i>Botrytis sp. 6</i>	+	-	-	+++	++	++	+++	+	+	1	1	1	1	1		
Opuntia/Agave	<i>Botrytis sp. 7</i>	++	++	+++	+++	+++	-	+	+	-	1		1	1	1		
Opuntia	<i>Fusarium sp. 1</i>	+	-	++	+++	+	-	+	+	-	1	1	1	1	1		
Agave	<i>Gliocladium sp. 1</i>	++	-	+++	-	+	-	++	++	+	1	1		1	1		
Opuntia	<i>Mortierella sp. 1</i>	++	+++	+	+++	-	-	++	+++	-	1		1	1			
Opuntia	<i>Mortierella sp. 2</i>	+++	+++	+	+++	++	-	+++	+	-	1		1	1		1	
Opuntia/Agave	<i>n. d. 1</i>	+	++	-	+++	+++	-	+	++	+	1	1	1	1	1		
Agave	<i>n. d. 2</i>	+++	+++	+	+++	+	-	+++	-	+++	1	1		1		1	
Agave	<i>n. d. 3</i>	+++	+++	++	++	+	-	+	-	-	1			1		1	
Agave	<i>Penicillium sp. 1</i>	-	+++	++	+++	+	-	+	++	+	1	1	1			1	
Opuntia	<i>Penicillium sp. 2</i>	-	+	-	+++	+++	++	+++	++	+	1	1	1		1		
Opuntia	<i>Penicillium sp. 3</i>	+++	+++	-	+++	+	-	++	-	-	1			1		1	
Opuntia/Agave	<i>Penicillium sp. 4</i>	+++	+++	+	+++	+	++	+	++	-	1	1	1	1	1	1	
Opuntia	<i>Penicillium sp. 5</i>	+	+++	++	++	+++	-	+++	+	-	1		1	1		1	
Agave	<i>Sepedonium sp. 1</i>	++	++	-	+	++	+++	+	+	-	1	1	1	1	1		
Opuntia	<i>Sepedonium sp. 2</i>	+	-	++	+	+	+	+	+	-	1		1	1	1		
Opuntia	<i>Verticillium sp. 1</i>	-	++	-	-	++	+++	+	+	+		1			1		
											32	17	17	28	18	16	

