



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *INOCYBE* EN UN
GRADIENTE DE PERTURBACIÓN EN LA CUENCA DEL RIO MAGDALENA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ERNESTO GUSTAVO TOVAR BUSTAMANTE

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO

Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JOAQUÍN CIFUENTES BLANCO

Facultad de Ciencias, UNAM

DRA. SARA LUCÍA CAMARGO RICALDE

Departamento de Biología, UAM-I



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *INOCYBE* EN UN
GRADIENTE DE PERTURBACIÓN EN LA CUENCA DEL RIO MAGDALENA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ERNESTO GUSTAVO TOVAR BUSTAMANTE

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO

Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JOAQUÍN CIFUENTES BLANCO

Facultad de Ciencias, UNAM

DRA. SARA LUCÍA CAMARGO RICALDE

Departamento de Biología, UAM-I

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
OFICIO FCIE/DAIP/0392/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 18 de octubre de 2021 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en el campo de conocimiento de Ecología del estudiante TOVAR BUSTAMANTE ERNESTO GUSTAVO con número de cuenta 309267643 con la tesis titulada "ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *INOCYBE* EN UN GRADIENTE DE PERTURBACIÓN EN LA CUENCA DEL RÍO MAGDALENA", realizada bajo la dirección del DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. MARÍA GUADALUPE BARAJAS GUZMÁN
Vocal: DRA. FREDERIQUE LUCIENNE DENISE REVERCHON
Vocal: DRA. SILVIA CAPPELLO GARCÍA
Vocal: DR. JOSÉ LUIS VILLARRUEL ORDÁZ
Secretario: DR. JOAQUÍN CIFUENTES BLANCO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 11 de octubre de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM y al Programa de apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP) por el respaldo económico que hizo posible el trabajo de campo, así como la asistencia a congresos nacionales e internacionales.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico recibido durante dos años para poder realizar este proyecto de maestría (No. de beca 855561).

Al proyecto PAPIIT IN211118 *“Efecto de los disturbios antrópicos en la diversidad funcional en un bosque templado dentro de la Ciudad de México”* y al proyecto PAPIME. PE201817 *“Ecología de la vegetación secundaria y los hongos como indicadores del estado de conservación de un bosque templado de la cuenca del río Magdalena, Ciudad de México.”*, a cargo de la Dra. Silvia Castillo Argüero, por el apoyo recibido para financiar los materiales e insumos requeridos para realizar esta investigación.

A la Dra. Silvia Castillo Argüero (Facultad de Ciencias, UNAM), tutora principal de este trabajo, así como al Dr. Joaquín Cifuentes Blanco (Facultad de Ciencias, UNAM) y la Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde (UAM-I), miembros del comité tutorial, por su asesoramiento durante y después del desarrollo del presente trabajo.

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

A mi tutora, la Dra. Silvia Castillo Argüero, por su acompañamiento durante la planeación, desarrollo y conclusión de este trabajo, por compartir su conocimiento y brindar siempre ayuda en la resolución de los problemas que se presentaron en el camino.

Al Dr. Joaquín Cifuentes Blanco, miembro de mi comité tutorial, por su apoyo en el desarrollo de la parte taxonómica de este trabajo, la asesoría con su amplio conocimiento sobre los hongos y los comentarios y sugerencias ofrecidos durante los tutorales y que ayudaron a enriquecer y mejorar la investigación.

A la Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde, miembro de mi comité tutorial, por la revisión de las diferentes versiones de este escrito durante su desarrollo, sus correcciones y comentarios.

A los miembros de mi jurado, la Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán, la Dra. Frédérique Reverchon, la Dra. Silvia Cappello García y el Dr. José Luis Villarruel Ordáz, por tomarse el tiempo de revisar meticulosamente el borrador de mi tesis y hacer valiosas correcciones, cuestionamientos y sugerencias que sin duda ayudaron a mejorar el resultado presentado en esta tesis.

A la Dra. Yuriana Martínez Orea, por su apoyo en campo, así como su apoyo técnico durante el trabajo de gabinete durante el desarrollo de este trabajo.

Al Biól. Marco Antonio Romero Romero por su apoyo técnico.

A la Dra. Leticia Bonilla Valencia, la M. en C. Yasmín Vázquez Santos, la Biól. Brenda Utrera Salgado y el Biól. Daniel Aldana Barrios por su apoyo durante el trabajo de campo.

Al M. en C. José Santiago Ortega Ramírez por su apoyo y asesorías para el desarrollo del análisis estadístico de este trabajo, en particular para el desarrollo y selección de los modelos estadísticos.

A la Dra. Gala Cortés Ramírez, por su asesoría y comentarios para realizar el análisis de datos.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mis padres y a mi hermano, por el apoyo incondicional en este y cualquier otro proyecto en el que me embarque. La realización y conclusión de este trabajo no hubiera sido posible sin su soporte, sus ánimos ni su cariño.

A mi tutora, Silvia Catillo Argüero, por su compromiso con cada uno de los proyectos de sus estudiantes, su apoyo en campo, en el laboratorio, así como el apoyo emocional brindado durante los momentos más complicados de este proyecto. Esta tesis no se hubiera concluido sin tu paciencia ni tus palabras de aliento.

A Joaquín Cifuentes, mentor y amigo, por haberme mostrado lo bello del mundo de los hongos, por sus pláticas tendidas sobre los temas que más le apasionan y por su disponibilidad a apoyar siempre con bibliografía muy interesante.

A mis compañeras y compañeros del laboratorio Dinámica de Comunidades: Yuriana, Leticia, Yasmin, Tania, Brendita, Claudia, Sofi y Adrián. Su apoyo en campo, la convivencia dentro y fuera del laboratorio y sus críticas constructivas fueron muy importantes durante estos años.

A todos los alumnos que he tenido la fortuna de tener desde el año 2017. He crecido y aprendido demasiado gracias a ustedes y forman parte de mi motivación diaria para seguir aprendiendo día a día. Entre ustedes quiero mencionar a Daniel, Nadia, Diana, Samuel, Alejandra, Ariadna, Brenda y sobre todo a Carmina, de quien aprendí más que nadie.

A mis hermanos por elección: Santiago, Shagy, Marcos, Gero y Ceci. Gracias por permanecer a pesar de los años, por su apoyo, por dejar desahogar mis penas y frustraciones cuando todo pinta mal, pero sobre todo por la gran compañía y las carcajadas cuando todo pinta bien.

ÍNDICE	
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
El género <i>Inocybe</i>	7
OBJETIVOS	9
Objetivo general	9
Objetivos particulares.....	9
HIPÓTESIS	10
MÉTODO	10
Sitio de estudio	10
Trabajo de campo	10
Identificación taxonómica de las especies de la familia Inocybaceae	13
Análisis de datos.....	14
<i>Diversidad y estructura de la comunidad</i>	14
<i>Evaluación de las características abióticas de los sitios muestreados</i>	16
<i>Evaluación del efecto de las variables abióticas en la riqueza, abundancia y distribución de las especies de Inocybaceae.</i>	16
RESULTADOS	17
Evaluación de las características abióticas de los sitios muestreados.....	17
Diversidad y estructura de la comunidad.....	19
Efectos de las variables ambientales y de sitio	24
Efecto de las variables edáficas	28
Efecto de las variables abióticas en la distribución de especies	32
DISCUSIÓN	34
Diversidad y estructura de la comunidad.....	34
Efectos de las variables ambientales y de sitio	34
Efectos de las variables edáficas	36
Efecto del disturbio.....	39
CONCLUSIÓN	44
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	46
ANEXO 1: MORFOESPECIES DE LA FAMILIA INOCYBACEAE IDENTIFICADAS	59
ANEXO 2: VALORES DEL ÍNDICE DE SIMILITUD DE SØRENSEN PARA PARES DE CUADROS	61
ANEXO 3: RESIDUOS ESCALADOS DE LOS MODELOS SELECCIONADOS	62

RESUMEN

La distribución y los atributos fenológicos de los macromicetos son afectados por las condiciones ambientales y la perturbación. La temperatura, humedad y las propiedades edáficas, entre otras variables, afectan la distribución y producción de esporomas de las diferentes especies que habitan un sitio. Además, los disturbios de origen natural o humano pueden modificar los patrones fenológicos y de distribución. Debido a esto, los macromicetos han sido señalados como potenciales indicadores del estado de conservación de un ecosistema, destacando entre ellos los hongos ectomicorrizógenos. En el presente trabajo, se evalúa el efecto de las condiciones ambientales y de perturbación en la distribución, riqueza y producción de esporomas de las especies de la familia Inocybaceae, anteriormente clasificadas dentro del género *Inocybe*, en tres sitios del bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena, en la Ciudad de México. Esto, bajo la premisa de que el incremento de la perturbación en el bosque modifica la distribución, riqueza y los patrones de producción de esporomas de estas especies, por lo que se espera que los sitios con mayor intensidad de disturbio presenten diferentes especies, diversidad y producción esporomas que los sitios con menor disturbio. En total fueron registradas 33 taxa diferentes, y uno adicional que fue encontrado fuera de los sitios de estudio, de las cuales *Inocybe* aff. *muricellata*, *Inocybe geophylla*, e *Inosperma* cf. *cookei* fueron los que presentaron los mayores valores de Índice de Valor de Importancia. Los resultados muestran que las especies se distribuyen de manera heterogénea en el área de estudio, con un alto recambio de especies. La abundancia de esporomas de las diferentes especies fue afectada principalmente por la elevación, así como la cantidad de fósforo y la conductividad eléctrica del suelo. Por otro lado, la riqueza de especies fue afectada por la elevación, el disturbio, los niveles de fósforo y pH en el suelo. Además, las condiciones ambientales parecen afectar la preferencia de las especies por los diferentes puntos muestreados. Si bien, la evidencia generada no es suficientemente concluyente, se detectó la tendencia de especies como *Inocybe* aff. *pelargonium*, *Inocybe griseolilacina* e *Inocybe griseovelata* a preferir sitios con mayor índice de disturbio, mientras que otras especies, como *Inocybe geophylla*, se mantuvieron presentes en todos los sitios muestreados. Este trabajo constituye un esfuerzo en la descripción de patrones y el establecimiento de modelos que podrían ser utilizados con fines predictivos en el comportamiento de las comunidades de macromicetos.

ABSTRACT

Mushroom distribution and phenological attributes are affected by environmental conditions and disturbance as well. Temperature, humidity and edaphic factors, among other variables, affect distribution and sporome production of the species that inhabit a site. In addition, natural and anthropic disturbances can modify their phenological and distributional patterns. Due to this, mushrooms have been identified as possible indicators of the conservation status of an ecosystem, especially when it comes to ectomycorrhizal fungi. In the present work, the effects of environmental conditions and disturbance on the distribution, richness and production of sporomes of Inocybaceae family species, formerly classified in the genus *Inocybe*, are evaluated in three sites in an *Abies religiosa* forest in the Magdalena river basin, Mexico City. This, under the premise that the increase in disturbance in the forest modifies the distribution, richness and patterns of sporome production of these species, so it is expected that the sites with the greatest intensity of disturbance present different species diversity and sporome production than sites with lower disturbance. In total, 33 different taxa were recorded, and an additional one that was found outside the study sites, of which *Inocybe* aff. *muricellata*, *Inocybe geophylla*, and *Inosperma* cf. *cookei* presented the highest values of the Importance Value Index. The results show that the species are distributed heterogeneously in the study area, with a high species turnover. The abundance of sporomes of the different species was mainly affected by elevation, as well as by soil phosphorus and electrical conductivity. Species richness was affected by elevation as well, and by disturbance, soil phosphorus and pH. In addition, the environmental conditions seemed to affect species preference to certain sites. Although this evidence is not conclusive, there is a tendency of species such as *Inocybe* aff. *pelargonium*, *Inocybe griseolilacina* and *Inocybe griseovelata* to prefer sites with a higher disturbance index, while other species, such as *Inocybe geophylla*, remained present in all the sampled sites. This work constitutes an effort in the description of patterns and the establishment of models that could be used for predictive purposes in the behavior of macromycete communities.

INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas, los hongos juegan un papel más importante del que aparentan, pues se encuentran involucrados en procesos como la descomposición de la materia orgánica, reciclaje de nutrientes, mutualismo y parasitismo con otros organismos. Además, representan una fuente de alimento para algunos vertebrados e invertebrados (Feest, 2009; Roberts et al., 2004). Es por ello que el estudio de los hongos ha llamado la atención de muchos investigadores y, en las últimas décadas, se ha incrementado de manera significativa el conocimiento biológico y ecológico de estos organismos, siendo la producción de esporomas uno de los enfoques más extensos y tradicionales para estudiar a los macromicetos (Dahlberg et al., 2010; Halme et al., 2012).

El estudio ecológico de los macromicetos a través de sus esporomas permite detectar especies de manera práctica en el sitio de estudio y evaluar la distribución, composición y riqueza de las especies que tienen un micelio activo (Newbound et al., 2010). Además, los muestreos de esporomas no sólo aportan información sobre estos atributos de las comunidades fúngicas, también son una herramienta excelente para evaluar la variación en la productividad de los macromicetos y pueden aportar información adicional sobre los procesos ecosistémicos subyacentes (Ágreda et al., 2016; Tóth y Barta, 2010). En múltiples estudios, se ha reportado una respuesta rápida en la producción de esporomas en distintos grupos de macromicetos a cambios en el ecosistema que habitan. Por ejemplo, se ha reportado que la interrupción del flujo de fotosintatos hacia el suelo, por anillado o defoliación de árboles, produce una reducción drástica del número de especies de hongos ectomicorizógenos, así como del número de esporomas y su biomasa seca, dicho efecto ha podido observarse a los pocos días o un par de meses después de aplicar el tratamiento (Högberg et al., 2001; Tóth y Barta, 2010).

La producción de esporomas de los macromicetos es un proceso que está determinado principalmente por la genética, pero es modulado por las condiciones ambientales de un sitio (Halbwachs et al., 2018; Kües y Liu, 2000). Si bien, los mecanismos genéticos y moleculares que subyacen en la manera en que el ambiente influye en este proceso aún no están bien definidos, se sabe que una amplia gama de factores incide en las diferentes etapas de la producción de esporomas, induciendo o modificando los procesos de desarrollo y maduración (Boddy et al., 2014; Sakamoto, 2018). Entre las principales variables que repercuten en la producción de esporomas se encuentran la temperatura y la precipitación, esta última determina tanto la humedad atmosférica como la del sustrato en el que crecen los hongos (Newbound et al., 2010; Pinna et al., 2010). Otras variables que afectan la producción de esporomas son el contenido nutricional del sustrato, la concentración ambiental de metabolitos volátiles como O_2 y CO_2 , el pH, la luz, el microclima, las interacciones que se establecen entre micelios de la misma especie y con otras especies de hongos o bacterias y el disturbio (Boddy et al., 2014; Moore et al., 2008).

El efecto de la temperatura en la producción de esporomas es variable, con reportes de efectos positivos, negativos y neutros en distintos estudios, por lo que este efecto podría depender de cada especie, su modo de nutrición, ecosistema y sitio estudiado (Boddy et al., 2014). La humedad también ejerce efectos variables sobre la producción de esporomas. Cuando el potencial hídrico es bajo, se producen dificultades para tomar y retener agua, también dificulta la acción de las enzimas. Por otro lado, el exceso de agua dificulta la difusión de O_2 hacia las

hifas, acumulando CO₂ cerca de ellas, lo que estimula el crecimiento micelial a expensas de la producción de esporomas, retrasando la fructificación inicial o reduciendo la duración de ésta en diferentes especies (Boddy et al., 2014; Pinna et al., 2010).

Debido a que la producción de esporomas requiere la inversión de una gran cantidad de recursos, es de esperarse que este proceso esté limitado por la disponibilidad de nutrientes (Ágreda et al., 2016). Entre los factores nutricionales del sustrato (i.e. suelo, madera, excremento, etc.), se sabe que el pH, la disponibilidad de materia orgánica, nitrógeno, y fósforo modifican la riqueza y composición de especies presentes en un sitio, así como la estructura de la comunidad fúngica y el número de esporomas producidos (Boddy et al., 2014; Carrino-Kyker et al., 2016; Tóth y Barta, 2010). Por otro lado, la luz tiene distintos efectos en la fructificación de los basidiomicetos, ya que determina si se producen esporomas o no y modifica su desarrollo y su cantidad, mientras que muchos ascomicetos requieren exposición a la luz antes de poder producir estas estructuras reproductivas (Boddy et al., 2014).

Aunado a esto, el contexto ambiental actual de disturbio y el cambio climático está modificando de manera directa e indirecta los atributos ecológicos de las comunidades de hongos, incluyendo su fenología, producción de esporomas y riqueza de especies (Andrew et al., 2016). En distintos estudios se han podido detectar cambios en los patrones fenológicos de los macromicetos, adelantando o retrasando la temporada de fructificación en distintas especies (Boddy, 2015; Halbwachs et al., 2018; Kauserud et al., 2008). También se han reportado cambios en la dinámica de las comunidades de hongos, como la distribución y composición de especies, tamaño y número de los esporomas producidos e incluso en el volumen de esporas producidas, lo que en conjunto puede repercutir en la dispersión y distribución de las diferentes especies de hongos (Ágreda et al., 2016; Andrew et al., 2016; Boddy et al., 2014; Büntgen et al., 2012; Kauserud et al., 2008; Sakamoto, 2018). Por tales motivos se ha considerado que los macromicetos pueden funcionar como indicadores rápidos y efectivos de cambios en el ambiente y en los ecosistemas, de la salud y fertilidad del suelo, del impacto y resistencia del ecosistema a un evento ambiental o antrópico y de la velocidad de recuperación del ecosistema (Ferris et al., 2000; Newbound et al., 2010; Tóth y Barta, 2010; Cenci et al., 2011; Gómez-Reyes et al., 2011; Osemwegie y Okhuoya, 2011).

El disturbio es entendido como “cualquier evento relativamente discreto en el tiempo que modifica la estructura de un ecosistema, comunidad o población y cambia el acervo de recursos, disponibilidad de sustrato o el ambiente físico” (White y Pickett, 1985). Los disturbios ocurren de manera natural en los ecosistemas, de modo que han moldeado en cierta medida las historias evolutivas de las especies, afectando de manera crítica la estructura y función de los ecosistemas, modificando sus patrones espaciales (Dobor et al., 2018; Vega y Peters, 2003). Sin embargo, las actividades humanas en los ecosistemas también provocan disturbio y en los últimos años se ha vuelto evidente que los regímenes de disturbio están cambiando de manera simultánea a las alteraciones antropogénicas a escala global (Newman, 2019).

Los disturbios de origen humano pueden clasificarse en cuatro grandes grupos: Reestructuración física del ambiente, introducción de especies exóticas, descarga de sustancias tóxicas en el aire, suelo o agua y sobreexplotación de recursos (Rapport y Whitford, 1999). A diferencia de los disturbios naturales, los disturbios antrópicos normalmente no liberan

recursos aprovechables por las especies al medio y modifican algunas propiedades del sistema de tal modo que muy pocas o ninguna de las especies se benefician de estos disturbios e incluso se ven afectadas (Rapport y Whitford, 1999; Vega y Peters, 2003). Bajo estas condiciones, los ecosistemas pueden desarrollar un síndrome de estrés, el cual se caracteriza no sólo por una reducción de la biodiversidad y de la producción primaria y secundaria, también por el incremento en la prevalencia de enfermedades, reducción en la eficiencia del ciclaje de nutrientes y el incremento en la dominancia de especies introducidas o especies pequeñas, oportunistas de vida corta (Rapport y Whitford, 1999). Si bien el disturbio y sus efectos iniciales pueden ser sutiles, locales y difíciles de detectar, su influencia a largo plazo puede ser profunda y extensiva, por lo que el disturbio crónico puede causar cambios adversos en los ecosistemas, ya que las actividades humanas no se detienen y, por lo general, los ecosistemas y poblaciones no cuentan con tiempo suficiente para recuperarse de manera adecuada (Santos Gonçalves et al., 2020; Turner et al., 2003).

Tomando lo anterior en cuenta, se puede asumir que el monitoreo de los esporomas en sitios con diferentes condiciones no sólo aporta información sobre los atributos de la comunidad, también puede ayudar a entender las condiciones ambientales bajo las que estos hongos se reproducen sexualmente y además aportar información sobre los procesos funcionales del ecosistema subyacente (Newbound et al., 2010; Tóth y Barta, 2010). Por ejemplo, se ha observado la influencia de la edad del bosque en la diversidad de los esporomas de los macromicetos, con una mayor producción de esporomas en etapas jóvenes del bosque con dosel abierto pero una mayor diversidad de especies conforme la edad de éste y su cobertura incrementan (Tomao et al., 2020). También se ha observado que, en los hongos ectomicorrizógenos, la producción de esporomas disminuye drásticamente como consecuencia del cambio en la transferencia de fotosintatos por parte de las plantas hospederas como consecuencia del anillado o defoliación de los árboles (Högberg et al., 2001; Tóth y Barta, 2010). Además, las diferentes especies de macromicetos difieren en su sensibilidad, de modo que algunas especies responden de manera positiva a ciertas condiciones ambientales, geográficas y de disturbio, mientras que otras se ven afectadas y, en consecuencia, existen grupos de especies con diferentes características ecológicas y evolutivas que comparten su preferencia por ciertas condiciones (Silva Taylor, 2019; Tovar Bustamante, 2017). De este modo, se puede esperar que las condiciones de un bosque se vean reflejadas no sólo en la producción de esporomas, también en los ensambles o grupos de especies que se encuentran de manera simultánea en diferentes sitios, por lo que es posible que los macromicetos sirvan como un indicador del estado ambiental y de disturbio de un bosque.

Seguir la pista de la influencia que ejercen los distintos factores de un sitio en los macromicetos y su producción de esporomas no es tarea sencilla, ya que los efectos que cada variable ejerce no necesariamente son lineales y pueden cambiar conforme la variable se modifica. Así se ha reportado en distintos estudios que la riqueza de especies de macromicetos es mayor en altitudes intermedias (Gómez-Hernández et al., 2012; Miyamoto et al., 2014). También se ha observado que, si bien la humedad del sustrato es indispensable para estimular la formación de esporomas, el exceso de agua en el sustrato afecta la producción de esporomas al retrasar el inicio de la fructificación o reduciendo la duración de ésta en diferentes especies (Manachère, 1980; Pinna et al., 2010). Además, las distintas variables pueden interactuar entre ellas, produciendo sinergias o efectos antagónicos.

Si bien, existen estudios que evalúan el efecto de algunas variables, en conjunto o por separado, no siempre consideran que las distintas variables no necesariamente actúan de manera aislada. Por ejemplo, Andrew et al. (2016) investigaron el efecto de la variación climática, espacial y temporal sobre la comunidad de macromicetos en dos sitios diferentes y encontraron que la humedad media y la temperatura, en uno de los sitios, así como la precipitación media y la temperatura mínima media, en el segundo sitio, estuvieron significativamente correlacionadas con la variabilidad en la composición de especie. Sin embargo, en sus análisis sólo se evalúa el efecto individual de cada una de estas variables, sin considerar las posibles sinergias o antagonismos que pueden emerger entre estas. Es por ello, que el monitoreo de los macromicetos requiere muestreos a mediano y largo plazo y debe ir acompañado del registro de las variables ambientales, geográficas, edáficas y de disturbio que puedan ejercer influencia en estos organismos a fin de poder detectar la posible respuesta de distintos aspectos biológicos de los macromicetos (e.g. abundancia, riqueza de especies, diversidad) a cada una de las variables y a la interacción entre ellas.

Un grupo importante de macromicetos son los hongos ectomicorrizógenos (HECM), que son potencialmente un excelente modelo de estudio para este tipo de trabajos debido a su gran número de especies, sus estilos de vida altamente especializados en exploración y eficiencia en el uso de diferentes recursos, así como las interacciones bióticas que establecen (Agerer, 2001; Tóth y Barta, 2010). Los hongos ectomicorrizógenos se encuentran ampliamente distribuidos en el suelo de los ecosistemas terrestres, donde se asocian con las raíces de coníferas, angiospermas arbóreas o arbustivas e incluso algunas hepáticas (Webster y Weber, 2007; Prasad et al., 2017; Sharma, 2017). Estos hongos establecen una conexión muy estrecha con su medio, ya que moderan la interacción entre las plantas y el suelo, además de participar en el reciclaje de nutrientes y desarrollo de la estructura en el suelo (Tóth y Barta, 2010). De modo que las características del suelo y la transferencia de carbón por parte de la planta hospedera podrían influir en la fenología y productividad de estos hongos. Como resultado, las especies micorrícicas podrían reflejar señales ambientales con mayor fuerza que otros grupos de hongos. Además, las especies micorrícicas son menos susceptibles al disturbio esporádico, por lo que podrían manifestar con mayor precisión los efectos del disturbio crónico (Büntgen et al., 2012). Por tanto, el estudio de estos hongos podría revelar impactos directos o indirectos de distintos factores ambientales, tanto en el hongo como en su ecosistema (Tóth y Barta, 2010).

Entre los ecosistemas que abarca el territorio nacional, los bosques templados figuran como uno de los ecosistemas propicios para llevar a cabo un estudio que evalúe el impacto de las condiciones de un sitio sobre los macromicetos. En estos bosques, los hongos ectomicorrizógenos establecen relaciones simbióticas con la mayoría de las especies de árboles que dominan la vegetación, por lo que su presencia es notoria (Prasad et al., 2017). Los bosques templados son reconocidos por albergar un gran número de especies y por su extensa distribución dentro del país (Challenger, 1998). Con un área aproximada de 323, 305 km², estos ecosistemas abarcan cerca del 17% del territorio nacional y representan una fuente de diversos servicios ecosistémicos de importancia nacional, incluyendo la extracción de materia prima de origen maderable y no maderable, la regulación del clima, la captura de carbono, y diversos beneficios hidrológicos (Challenger, 1998; Galicia et al., 2015; Galicia y Zarco-Arista, 2014).

Uno de los bosques templados que parece más propicio para estudiar a los macromicetos es el bosque de *Abies religiosa* (Kunth Schltdl. et Cham.), pues ha sido señalado por distintos autores como la comunidad vegetal que presenta mayor riqueza de especies fúngicas y la que produce mayor cantidad de esporomas (Burrola-Aguilar et al., 2013; Rzedowski, 1978). En el bosque de *A. religiosa* de la cuenca del río Magdalena, en la Ciudad de México, existe un importante precedente sobre el estudio ecológico de macromicetos. Además de diferentes estudios taxonómicos, se han realizado en este bosque algunos trabajos sobre la respuesta de los macromicetos y su producción de esporomas a distintos factores (Guzmán Ramírez, 2016; Silva Taylor, 2019; Tovar Bustamante, 2017). Estos trabajos han permitido ampliar el conocimiento sobre la comunidad de macromicetos que se encuentra en este bosque no sólo en términos de riqueza de especies, también se han caracterizado atributos como la estructura de la comunidad, los patrones de abundancia, riqueza y diversidad de especies a lo largo de la temporada de lluvias, la sucesión de especies a lo largo de las distintas etapas de descomposición de la madera y la relación de la riqueza, abundancia y diversidad de especies con algunas variables ambientales, geográficas edáficas y de disturbio. Si bien, faltan muchos aspectos por estudiar sobre esta comunidad de macromicetos, la información sienta bases teóricas de las que carecen otros bosques. Además, su proximidad a la urbe de la Ciudad de México genera un mosaico de sitios con diferente grado de disturbio dentro del bosque, según la distancia a las zonas pobladas.

La caracterización de la comunidad de macromicetos de este bosque, realizada por Tovar Bustamante (2017), arrojó que el género ectomicorrizógeno *Inocybe* es altamente dominante en la comunidad. Las dos morfoespecies más dominantes de todo el bosque pertenecen a ese género: *Inocybe complex. rimosa* e *Inocybe geophylla* (Bull.) P Kumm. Sin embargo, en el trabajo mencionado se reconoce la importancia de estudiar a mayor profundidad la taxonomía de comunidad de macromicetos, incluyendo el género *Inocybe*, debido a posibles imprecisiones taxonómicas a nivel de especie debidas a las limitaciones del propio método utilizado. La dominancia de este género no se limita a estas dos morfoespecies pues *Inocybe* presentó una alta producción de esporomas, el mayor número de morfoespecies presentes y una amplia distribución a lo largo del bosque. Dos años después, Silva Taylor (2019) obtuvo resultados similares.

Con base en estos resultados y en trabajos previos sobre la ecología de macromicetos (Reverchon et al., 2012), se considera importante el análisis de las especies del género *Inocybe* presentes en el bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena (CRM). Esto con el fin de entender el efecto de las variables ambientales en estos macromicetos y explorar la información que éstos pueden arrojar acerca de las condiciones del bosque. Dicho bosque resulta de interés debido a que la CRM comprende uno de los bosques templados más importantes del valle de México (Ontiveros, 1980) y es una de las principales áreas de excedente hídrico de la ciudad (Mazari, 2000).

EL GÉNERO *INOCYBE*

Inocybe es uno de los géneros más diversos del orden Agaricales, con más de 500 especies descritas en todo el mundo. Se distingue principalmente por la producción de esporomas pequeños y parduzcos, aunque también hay especies blanquecinas o con tonos liliáceos. Las

especies de este género presentan un píleo principalmente umbonado y con textura lisa a ramosa o escuarrosa. La esporada de estos hongos es color café, lo que da a sus láminas una coloración que oscila de blanquecina a café tabaco, pasando por tonos oliváceos o grisáceos. Otros caracteres macroscópicos de relevancia para su identificación incluyen la presencia o ausencia de cortina, que es un velo formado entre el píleo y el estípite que protege las láminas durante su desarrollo, así como la presencia y forma de un bulbo en la base del estípite y olores característicos que abarcan notas que van de dulces hasta espermáticas (Horak et al., 2015; Kuyper, 1986; Ryberg, 2009; Ryberg et al., 2010).

Las especies de este grupo de hongos forman micorrizas de exploración corta, las cuales se caracterizan por la formación de una envoltura voluminosa de hifas que emanan de la raíz pero que no forman rizomorfos (Agerer, 2001; Lilleskov et al., 2011). Según Cripps et al. (2010), *Inocybe* es un componente significativo de la comunidad ectomicorrícica en hábitats árticos y alpinos en términos de diversidad y distribución. En el bosque de *Abies religiosa* de la CRM, un bosque templado, parece ocurrir algo similar. Tovar (2017) reportó que el 37% de los esporomas registrados durante la temporada de lluvias del 2014 pertenecían a una de las 16 morfoespecies del género *Inocybe* identificadas.

La taxonomía del género *Inocybe* se ha modificado de manera importante en los últimos años. Anteriormente, se consideraba que el género *Inocybe* se dividía en tres subgéneros, los cuales se diferenciaban con caracteres microscópicos: *Inocybe*, *Mallocybe* e *Inosperma*. *Malocybe* se diferencia del resto por la presencia de esporas faseoliformes, basidios con necropigmentos y queilocistidios con origen en la trama himenial. El subgénero *Inosperma* también presenta esporas faseoliformes, pero se distingue por sus cistidios de origen sub-himenial. Por otro lado, el subgénero *Inocybe* presenta esporas amigdaliformes o nuduloso-angulares pero su característica distintiva es la presencia de pleurocistidios con incrustaciones cristalinas o metuloides (Kuyper, 1986; Ryberg, 2009).

Sin embargo, el estudio filogenético de este género comenzó a brindar indicios de que se trataba de un grupo parafilético que incluía a los géneros *Auritella* y *Tubariomyces* y que lo que se conocía como *Inocybe* posiblemente comprendía varios géneros emparentados. Finalmente, las pruebas fueron suficientes y se aceptó elevar al género *Inocybe* a la categoría de familia (Matheny, 2005, 2009; Matheny et al., 2020). Actualmente, la familia Inocybaceae comprende los géneros *Auritella*, *Inocybe*, *Inosperma*, *Nothocybe*, *Mallocybe*, *Pseudosperma* y *Tubariomyces*. (Matheny et al., 2020). Debido a estos cambios taxonómicos y a que el objetivo original de este trabajo era estudiar las especies del antiguo género *Inocybe*, en adelante se hará referencia a este grupo de estudio como “*la familia Inocybaceae*”.

Los aspectos ecológicos de las especies de la familia Inocybaceae han sido poco estudiados en comparación de otros grupos de HECM. Sin embargo, en la teoría de sucesión de la fructificación de HECM se les ha descrito como especies indicadoras de sitios jóvenes (Bonet et al., 2004). Reverchon et al. (2012) corroboraron esto al estudiar el efecto de los factores edáficos en la distribución de HECM a lo largo de una cronosecuencia compuesta por tres sitios, encontraron que las especies de esta familia fueron encontradas con mayor frecuencia en el sitio más joven. En contraste, Bonet et al. (2004) no encontraron una relación significativa entre la clase de edad de los sitios estudiados y la presencia de este grupo de hongos. Algunas de las

especies de esta familia, como *Inocybe geophylla* (Fr.) P. Kumm., han sido reportadas como especies que presentan una preferencia por ambientes acidófilos (Goldmann et al., 2015; Zotti et al., 2013). También se ha observado el efecto de diferentes variables edáficas, como el carbono, nitrógeno o la relación entre ambas (Baum y Makeschin, 2000, Lilleskov et al, 2011, Reverchon et al., 2012) y fósforo (Baum y Makeschin, 2000) en la distribución y producción de esporomas de estos hongos. Sin embargo, estos efectos varían dependiendo de la especie y no han podido ser generalizados a toda la familia.

Los estudios sobre la funga presente en la CRM han permitido conocer algunas de las especies de la familia Inocybaceae que ahí se distribuyen, en particular en el bosque de *A. religiosa*. En el más antiguo de estos trabajos, Delgado Durán (2004) destacó a *Inocybe* como uno de los géneros más ampliamente distribuidos, con 13 especies presentes en el bosque de *A. religiosa*. Años más tarde, Tovar Bustamante (2017) reportó que el 37% de los esporomas registrados durante una temporada de lluvias pertenecieron al género *Inocybe* e identificó 16 morfoespecies, algunas de ellas con los valores de importancia más altos de toda la comunidad de macromicetos. Silva Taylor (2019) reportó que las familias Inocybaceae y Mycenaceae presentaron la mayor riqueza de especies entre todas las familias registradas, con 7 morfoespecies que son equivalentes al 8% de la riqueza total de especies. Vale la pena mencionar que, en los dos trabajos anteriores, la delimitación de las morfoespecies se realizó solamente con caracteres macroscópicos, lo que puede causar imprecisiones en la identificación. En un estudio sobre hongos asociados a la pudrición de madera, Guzmán Ramírez (2016) reportó la presencia *Inocybe geophylla* en trocos con avanzado grado de desintegración, pese ser una especie que se considera típicamente ectomicorrícica. Pese a que los resultados de estos trabajos sugieren que Inocybaceae es una familia de gran importancia ecológica, a la fecha no existen estudios, taxonómicos o ecológicos, enfocados en este grupo de hongos en la CRM.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Estudiar el efecto de las condiciones ambientales y el estado de conservación del ecosistema en la distribución y producción de esporomas de diferentes especies de la familia Inocybaceae presentes en el bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena (CRM) mediante el monitoreo de la producción de esporomas durante la temporada de lluvias del año 2017.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Identificar las diferentes especies la familia Inocybaceae presentes en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM.
2. Monitorear la incidencia, así como la abundancia de esporomas, de dichas especies en sitios con diferentes condiciones ambientales y de estado de conservación.
3. Relacionar la riqueza, abundancia y distribución de las especies la familia Inocybaceae con las características ambientales y de conservación de cada sitio visitado, a fin de determinar si responden a cambios en el ambiente de manera que pueda ser

considerada un grupo indicador de las condiciones del bosque de *Abies religiosa* de la CRM.

HIPÓTESIS

El incremento de la perturbación en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM modifica la riqueza y los patrones de producción de esporomas de las especies la familia Inocybaceae. Por tanto, se espera que los sitios con mayor intensidad de disturbio presenten diferentes especies, diversidad y producción esporomas que los sitios con menor intensidad de disturbio.

MÉTODO

SITIO DE ESTUDIO

El bosque de *Abies religiosa* de la Cuenca de río Magdalena es un bosque perennifolio, medianamente denso, con un dosel de entre 20 y 30 metros de altura y un estrato arbustivo de 2 a 3 metros de alto (Santibáñez-Andrade, 2009). Tiene un intervalo altitudinal que va de 2900 a 3500 m s.n.m. y temperaturas entre los 5 y 13 °C. Abarca un área de 1130 ha, equivalentes al 37.8% del territorio de la Cuenca, lo que lo vuelve el bosque más extenso de la CRM (Santibáñez-Andrade, 2009; Dobler Morales, 2010). El suelo sobre el que se desarrolla este bosque es principalmente andosol húmico de textura media y sus terrenos forman laderas orientadas principalmente al N, NW y E que oscilan entre los 0 y 50 grados de pendiente (Santibáñez-Andrade, 2009).

Como parte del suelo de conservación que rodea a la Ciudad de México, la CRM está sujeta a procesos de deterioro ambiental que afectan al bosque de *A. religiosa*. Entre los problemas recurrentes que sufre la vegetación de este bosque se encuentra la pérdida de cobertura vegetal debida a la tala ilegal, la ganadería desordenada, asentamientos irregulares y los incendios forestales, aunque el factor de presión más importante para este bosque podrían ser las actividades de recreación, las cuales carecen de restricciones respecto al número de personas que ingresan ni a las zonas a las que pueden acceder (Jujnovsky Orlandini y Almeida Leñero, 2018). Estos factores se suman al mosaico microambiental presente en este bosque, generando así, un gradiente de perturbación influenciado por las actividades humanas.

TRABAJO DE CAMPO

El trabajo de campo de este estudio se llevó a cabo en tres sitios del bosque de *Abies religiosa* de la CRM, los cuales fueron seleccionados *a priori* (Figura 1). Para la selección de estos sitios se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) con los datos ambientales de los 66 cuadros caracterizados por Tovar Bustamante (2017). Los datos ambientales utilizados para este análisis fueron la elevación, orientación de la ladera, pendiente, humedad ambiental, humedad del suelo, temperatura, cobertura del dosel, y propiedades del suelo como materia orgánica, nitrógeno, fósforo, potasio, pH, y conductividad eléctrica. De este modo, se lograron identificar sitios ambientalmente contrastantes, entre los que se seleccionaron aquellos que representaran un gradiente ambiental mayor, principalmente dado por la elevación pero que también refleja un posible gradiente de perturbación:

-Sitio 1: Valle de Temamatla (~3455 m s.n.m.)

-Sitio 2: El Jarillal (~ 3199 m s.n.m.)

-Sitio 3: Copilco (~3100 m s.n.m.)

En cada sitio fueron marcados cinco cuadros de 100 m² cada uno, los cuales fueron caracterizados ambientalmente y visitados, mensualmente, durante la temporada de lluvias del 2017 (junio a noviembre). En cada cuadro fueron registradas variables de sitio (geográficas), de perturbación, ambientales, edáficas y biológicas (de los hongos), las cuales se detallan más adelante. Pese a que los sitios habían sido caracterizados en años anteriores, la caracterización de los cuadros en 2017 fue necesaria debido a que las actividades humanas, en especial el chaponeo, el pastoreo y el turismo, tienden a modificar las condiciones de cobertura de la vegetación entre años. Además, hacía falta hacer el registro de las variables de perturbación, las cuales no habían podido ser medidas en años anteriores.

Cuadros muestreados en la cuenca del río Magdalena

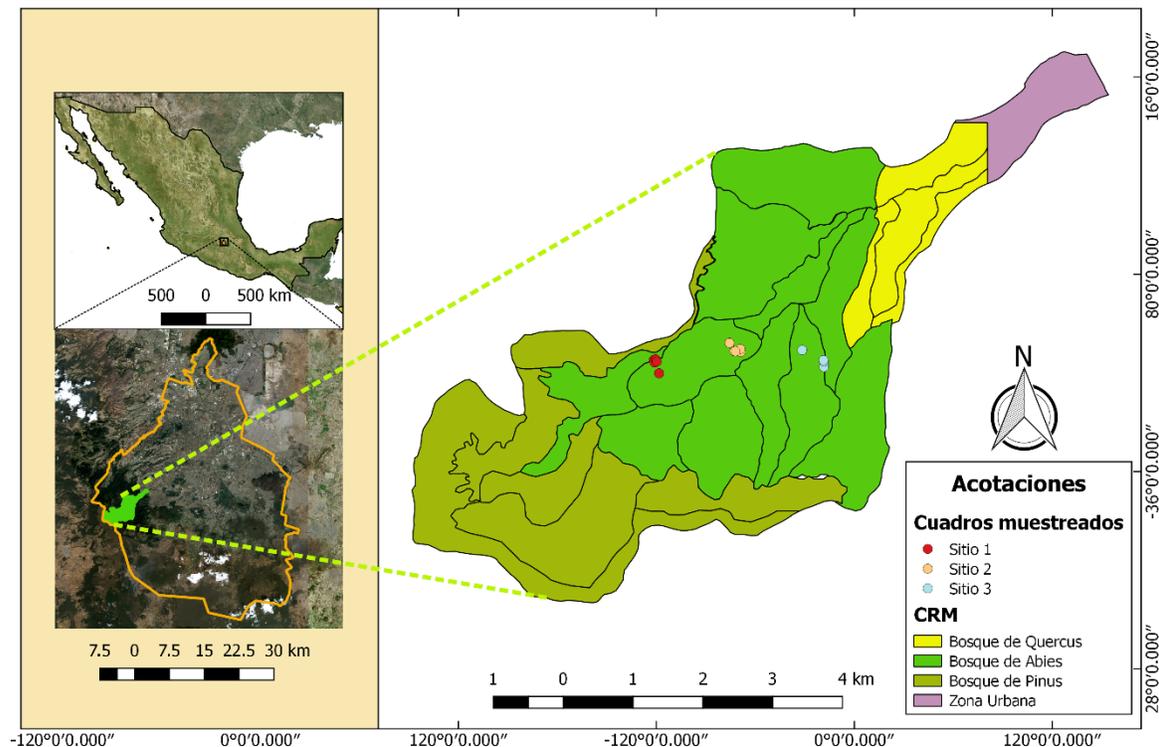


Figura 1. Cuadros seleccionados para muestreo en el bosque de *Abies religiosa* de la Cuenca del río Magdalena.

La caracterización de cada cuadro se realizó durante la primera visita. Para ello, se midieron las distintas variables de sitio como coordenadas, elevación, pendiente, orientación de la ladera, apertura de dosel y luz incidente. Las coordenadas fueron registradas mediante GPS, mientras

que para medir la orientación y la pendiente de la ladera se utilizó una brújula Brunton. El valor de la pendiente de la ladera para cada cuadro se tomó como la media de las dos lecturas a los dos extremos del cuadro y una medición en medio de este. Por otro lado, la apertura del dosel y la luz incidente, se obtuvieron mediante fotografías hemisféricas a la altura del suelo (Nikon D3200, lente Sigma 4.5 mm f/2.8), las cuales fueron analizadas en el programa Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer, Canham, y Lertzman, 1999).

De igual manera, durante la primera visita, se realizó una ponderación cualitativa de las variables de perturbación. La perturbación se midió mediante tres grupos de variables: Crianza de ganado (CG), deterioro del hábitat (DH) y actividades humanas (AH). La crianza del ganado se midió contando el número de metros cuadrados dentro de cada cuadro que presentaron excretas, pisoteo o plantas ramoneadas, también se obtuvo la compactación del suelo a través de la densidad aparente del suelo en cada cuadro. Para obtener la densidad aparente se colectaron tres muestras de suelo de manera aleatoria dentro de cada cuadro con un cilindro de 106.02 m³. Las muestras fueron secadas en horno durante 24 horas y posteriormente pesadas. La densidad aparente fue obtenida mediante la ecuación de Keller y Håkansson (2010):

$$DA = 100D_s/V$$

Donde DA es la densidad aparente (g/cm³), D_s es el peso del suelo seco (g) y V es el volumen del cilindro (cm³).

El deterioro del hábitat se conformó de la cantidad de metros cuadrados en los que se detectó chaponeo o tala, así como la apertura del dosel medida con el método previamente descrito. Finalmente, las actividades humanas se registraron mediante la presencia de basura orgánica e inorgánica, así como la distancia del cuadro al camino más cercano. Los tres grupos de variables se sometieron a reducción dimensional mediante un Análisis de Componentes Principales para obtener el valor de cada variable en el primer Componente Principal y sumarlos para obtener el Índice de Disturbio propuesto por Martorell y Peters (2005), aplicado por Bonilla Valencia et al. (2020) en los sitios muestreados:

$$ID = CG + DH + AH$$

Este índice de disturbio es centrado, por lo que puede tomar valores negativos, si el disturbio es menor a la media, y valores positivos, cuando el disturbio es mayor a la media.

Durante cada visita mensual, se registraron variables ambientales y biológicas. Las variables ambientales medidas fueron la temperatura y humedad relativa, las cuales se midieron usando un termohigrómetro y data loggers (easy LogUSB ONSET). Por otro lado, para registrar las variables biológicas fueron registrados todos los esporomas de especies de la familia Inocybaceae presentes en cada cuadro. Además, se tomaron las medidas de cada esporoma registrado siguiendo el método propuesto por Toledo et al. (2014), modificado por Tovar Bustamante (2017). Las medidas obtenidas fueron diámetros perpendiculares de píleo, así como diámetro y altura del estípite. Finalmente, para conservar un registro del avistamiento de los esporomas sin extraerlos del bosque se tomaron fotografías en campo. Sólo algunos esporomas fueron colectados con el fin de ser revisados en el laboratorio para su identificación.

Las variables edáficas consideradas fueron la humedad y algunas propiedades químicas del suelo en cada cuadro. La humedad del suelo se midió en cada visita a los cuadros. Para ello, fue colectada una muestra de aproximadamente 300 g de suelo, tomado en los primeros 20 cm de la superficie, la cual fue llevada al laboratorio para determinar su humedad siguiendo el método gravimétrico de Reynolds (1970). Este método consiste en pesar una muestra de suelo fresco, secarla en horno por aproximadamente 48 horas y pesar la muestra una vez seca. El porcentaje de humedad en el suelo fue obtenido utilizando la fórmula:

$$H = \frac{\text{Peso húmedo} - \text{Peso seco}}{\text{Peso seco}} * 100$$

Por último, para determinar diferentes propiedades del suelo, se colectó una muestra de suelo de cada cuadro durante septiembre. Para ello, se tomaron cinco submuestras de los primeros 20 cm de suelo, en distintos puntos del cuadro, las cuales se juntaron para hacer una muestra homogénea. Las muestras, de aproximadamente 350 g, fueron cernidas y enviadas al Colegio de Posgraduados (COLPOS), campus Montecillo, para determinar el contenido de nitrógeno total, materia orgánica, fósforo disponible, pH y conductividad eléctrica.

IDENTIFICACIÓN TAXONÓMICA DE LAS ESPECIES DE LA FAMILIA INOCYBACEAE

Para identificar, en medida de lo posible, las especies de la familia Inocybaceae, los esporomas colectados fueron descritos en fresco. Se registraron caracteres macroscópicos y organolépticos como forma, textura, humedad, color, tipo de bulbo, olor, entre otros. Posteriormente, los esporomas fueron deshidratados y guardados para realizar la observación de sus caracteres microscópicos.

Para la observación de caracteres microscópicos se realizaron cortes de láminas, estípites y píleos para ser observados en microscopio óptico. Las preparaciones microscópicas fueron realizadas de acuerdo con Kuyper (1986) y Horak et al. (2015), utilizando una solución de hidróxido de potasio (KOH) al 5% y tiñendo la preparación con rojo congo al 5% sólo cuando las células y tejidos no pudieron ser fácilmente diferenciados. Los caracteres revisados con microscopio incluyeron forma, tamaño y ornamentación de esporas, basidios y cistidios (queilocostidios, pleurocistidios y caulocistidios), así como tipo y forma de pileipellis y velipellis.

La identificación de las especies se realizó con apoyo de literatura existente para el género, especialmente para América del Norte (Cripps et al., 2010; Kuyper, 1986; Nishida, 1989; Matheny, 2018). En los casos en que no fue posible la identificación a nivel de especie, ya sea por no encontrar coincidencias en la literatura o por la existencia de incertidumbre entre dos o más especies, los ejemplares fueron separados y considerados morfoespecies y nombrados según el nivel taxonómico más bajo al que fue posible identificarlos.

ANÁLISIS DE DATOS

El análisis de los datos obtenidos consistió en tres etapas. La primera etapa se refiere al análisis de la estructura ecológica de las especies de Inocybaceae, así como de la diversidad alfa y beta de los sitios muestreados. La segunda etapa consistió en el análisis de la comparación de las características ambientales de los cuadros muestreados en cada sitio. Finalmente, la tercera etapa consistió en el análisis de la influencia de las variables ambientales, de sitio, edáficas y el disturbio en la riqueza de especies y abundancia de esporomas de las especies de la familia Inocybaceae

Diversidad y estructura de la comunidad

El análisis de diversidad alfa de los sitios muestreados se realizó mediante el cálculo del número efectivo de especies, o Números de Hill, para cada uno de los 15 cuadros muestreados y por sitio. Los números de Hill integran la riqueza de especies y sus frecuencias relativas en una medida de diversidad definida como:

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^s p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Donde q representa el orden de la medida de diversidad utilizada, es decir, representa el grado de sensibilidad del cálculo a especies raras, cuando $q < 1$, o comunes, cuando $q > 1$ (Hsieh et al., 2016; Jost, 2007). Los órdenes de diversidad (q) calculados fueron 0, 1 y 2, los cuales equivalen a:

0D = Número de especies observada

1D = Diversidad verdadera del Índice de Shannon-Wiener = $\exp(H_{sh})$

2D = Diversidad verdadera del Índice de Simpson = $(H_{si})^{-1}$

Estos estimadores fueron después utilizados para construir curvas de rarefacción y extrapolación de muestreo (Hsieh et al., 2016) por cada sitio y para el total de cuadros. Para evaluar las posibles diferencias en la riqueza de especies presente en cada sitio, se hizo una prueba de Kruskal-Wallis, seguida de una prueba de Wilcoxon, sobre el número efectivo de especies grado 0, o el número total de especies observadas, de los cuadros de cada sitio. Los cálculos correspondientes a los números de Hill y la construcción de las gráficas se realizaron en R (v 3.6.2), utilizando el paquete *iNeXT* (R core Team, 2019; Hsieh et al., 2020).

La diversidad beta, o el recambio de especies entre localidades, fue evaluada mediante el cálculo del Índice de similitud de Sørensen, el cual se obtiene mediante la fórmula:

$$I_s = \frac{2c}{a+b}$$

Donde a= Número de especies presentes en el sitio A, b=Número de especies presentes en el sitio B y c= Número de especies compartidas en ambos sitios (Moreno, 2001).

La elección de este índice obedece a las características biológicas de los esporomas, pues este índice ignora el número de especies ausentes en ambos sitios mientras que otorga un doble peso a aquellas que son compartidas entre el par de muestras comparadas. Esta característica es apropiada ya que el no observar esporomas de una especie en un sitio no necesariamente implica que la especie está ausente, mientras que se observarán esporomas de la misma especie en sitios que presenten las características propicias para inducir su producción. Por lo tanto, este índice parece adecuado para evaluar la diversidad beta de macromicetos estudiados a través de esporomas y fue calculado entre cuadros, ignorando el sitio al que pertenece cada uno, y entre sitios. Con los valores de similitud entre cuadros obtenidos se graficó un mapa de calor (Heatmap) para observar las similitudes entre el conjunto de cuadros.

Adicionalmente, se calculó el componente beta de los órdenes 0 y 1 de los Números de Hill, los cuales se interpretan como el número efectivo de comunidades presentes en la región visitada (Jost, 2007). Los análisis de diversidad beta se realizaron en R (v 3.6.2), utilizando los paquetes *vegan*, *vegetarian* y *gplots* (R core Team, 2019; Charney y Sydne Record, 2012; Oksanen et al., 2019; Warnes et al., 2019).

La estructura ecológica de las especies registradas fue obtenida mediante el cálculo de Índice de Valor de Importancia (IVI) de cada especie, el cual se obtuvo mediante la fórmula:

$$IVI = Cr + Dr + FEr + FTr$$

Donde Cr = Cobertura relativa de la especie en cuestión, Dr= Densidad relativa de la especie en cuestión, FEr= Frecuencia espacial relativa de la especie en cuestión, FTr= Frecuencia Temporal relativa de la especie en cuestión.

La cobertura es el espacio ocupado por los esporomas de cada especie en el área de muestreo, calculada mediante la fórmula:

$$C_i = \sum_j^n \pi \frac{D1_{ij} * D2_{ij}}{4}$$

Donde D1_{ij} y D2_{ij} son los diámetros perpendiculares del píleo del esporoma j de la especie i.

La densidad fue calculada como el número de esporomas registrados de cada especie dividido entre el área total muestreada (i.e. 1 500 m²). La frecuencia espacial se refiere al número de cuadros en los que fue encontrada cada especie, mientras que la frecuencia temporal es el número de meses en los que fue registrada cada especie, independientemente de su ubicación.

La relativización de cada variable se realiza al dividir el valor obtenido por cada especie entre la suma de los valores obtenidos todas las especies, multiplicando después por cien. El IVI utilizado mide de manera equitativa las cuatro variables utilizadas, alcanzando un valor máximo de 400, el cual se reparte entre todas las especies. El cálculo del IVI se realizó por sitio y para toda el área muestreada.

Evaluación de las características abióticas de los sitios muestreados

La similitud ambiental de los cuadros muestreados se evaluó mediante un Análisis de Componentes Principales (PCA). Las variables utilizadas fueron elevación, pendiente, temperatura media, humedad relativa ambiental media, luz a través del dosel y variables edáficas como humedad relativa del suelo, pH, conductividad eléctrica, contenido de fósforo, nitrógeno total y densidad aparente, así como el índice de disturbio calculado para cada cuadro. El análisis se realizó en el programa PC-ORD v. 7.07 (McCune y Mefford, 2018).

Evaluación del efecto de las variables abióticas en la riqueza, abundancia y distribución de las especies de Inocybaceae.

El efecto de las distintas variables registradas sobre la abundancia de esporomas y la riqueza de especies se evaluó mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs) en R (v 4.0.5) (R Core Team, 2021). Previo al ajuste de los modelos, las variables explicativas registradas en cada sitio fueron estandarizadas y exploradas en busca de colinealidad mediante el índice de correlación de Spearman. De las variables que presentaron una correlación igual o mayor a 0.7, sólo se conservaron aquellas que se consideró que eran ecológicamente importantes para el fenómeno de estudio (Dormann et al., 2013), a saber, el desarrollo y fenología de las especies de la familia Inocybaceae. Por otro lado, la riqueza de especies y la abundancia de esporomas fueron exploradas para determinar la distribución de probabilidad adecuada para cada variable y para evaluar si las variables presentaban cero-inflación. Estos análisis exploratorios se realizaron utilizando los paquetes *arm*, *fitdistrplus*, *glmmTMB* y *MuMIn* (Barton, 2020; Brooks et al., 2017; Delignette-Muller y Dutang, 2015; Gelman y Su, 2020).

Los GLMMs se ajustaron utilizando el sitio, la identidad de cada cuadro y el mes de muestreo como efectos aleatorios. Se ajustaron dos modelos tanto para la abundancia de esporomas como para la riqueza de especies. El primer modelo se ajustó en función del disturbio, las variables ambientales y las variables de sitio (elevación, pendiente, temperatura, humedad relativa ambiental, cobertura del dosel) mientras que el segundo modelo se ajustó en función de las variables edáficas (humedad relativa del suelo, pH, conductividad eléctrica, fósforo y nitrógeno). Los dos modelos de abundancia de esporomas se ajustaron utilizando la familia de distribución binomial negativa con parametrización lineal (*nbinom1*) y la función de enlace logarítmica. Por otro lado, los modelos de la riqueza de especies de Inocybaceae se ajustaron utilizando la familia de distribución Poisson y la función de enlace logarítmica. En ningún caso se presentó cero-inflación, por lo que fue descartada para el ajuste de los modelos.

La selección de los modelos se realizó mediante el criterio de información, utilizando el enfoque de todos los subconjuntos (Symonds y Moussalli, 2011). Para ello, se estableció una serie de modelos individuales para cada variable, sus posibles combinaciones e interacciones, dando un total de 21 combinaciones para los modelos de las variables ambientales y de sitio y 27

combinaciones para las variables edáficas. Una vez establecidos estos modelos, se obtuvo el conjunto de modelos mejor clasificados, según el peso de Akaike, con una suma acumulada del peso de Akaike igual o mayor a 0.95 y se obtuvo un modelo promedio de los parámetros dentro de un intervalo de confianza del 95%. Los modelos dentro de este intervalo fueron promediados para obtener el modelo final, calculando el intervalo de confianza de cada parámetro. La selección de modelos se realizó utilizando los paquetes *glmmTMB* y *MuMIn* (Barton, 2020; Brooks et al., 2017). Una vez establecidos los modelos finales, se evaluó la bondad de ajuste mediante la revisión de los residuos escalados, los cuales fueron generados utilizando el paquete *DHARMA* (Hartig, 2021).

Por último, la relación entre las distintas variables abióticas y la distribución de las diferentes especies registradas se realizó mediante un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). Este análisis extrae de las variables ambientales gradientes sintéticos que maximizan la separación de nicho entre las especies (ter Braak y Verdonschot, 1995). Para ello, se utilizaron los datos binarios (presencia/ausencia) de las especies en los 15 cuadros, así como los datos abióticos registrados para cada sitio. Para determinar la significancia del CCA, se llevó a cabo una prueba de permutaciones, tanto para el modelo resultante completo como para el primer eje. Estos análisis se realizaron en R (v 4.0.5) (R Core Team, 2021), utilizando el paquete *vegan* (Oksanen et al., 2019).

RESULTADOS

EVALUACIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS ABIÓTICAS DE LOS SITIOS MUESTREADOS

De acuerdo con los datos de sitio, ambientales y de perturbación que fueron recabados, se presenta a continuación una breve descripción del ambiente característico de cada sitio.

Sitio 1: Valle de Temamatla

Se trata del sitio con mayor elevación, entre 3449 y 3657 m s.n.m. De igual manera, es el sitio con pendientes más pronunciadas, entre 15 y 33 grados y apertura del dosel promedio de $11.45 \pm 4.89\%$. Temperatura promedio de 6.73°C y humedad relativa ambiental promedio de $70.47 \pm 3.93\%$. En cuanto a las propiedades del suelo, fue el sitio con mayor humedad relativa promedio ($48.11 \pm 2\%$). El suelo en este sitio es el más ácido de los 3 con una media de 5.54 ± 1.1 en pH, conductividad eléctrica media de 0.095 ± 0.03 mmhos/cm, nitrógeno total promedio $0.84 \pm 0.11\%$ y densidad aparente promedio de 3.06 ± 0.44 g/cm³. En cuanto al índice de disturbio calculado, su valor promedio es el intermedio de los tres sitios (-0.58 ± 23).

Sitio 2: El Jarillal

La elevación de este sitio oscila entre 3099 y 3202 m s.n.m., sus pendientes fueron las menos pronunciadas, entre 10.33 y 21.67 grados y apertura del dosel promedio de $10.91 \pm 3.93\%$. La temperatura promedio del sitio fue $9.31 \pm 0.09^\circ\text{C}$ y la humedad relativa ambiental promedio fue $67.90 \pm 9.97\%$. El suelo de este sitio presentó humedad relativa promedio de $42.88 \pm 3.34\%$, un pH promedio de 6.13 ± 0.12 , conductividad eléctrica de 0.067 ± 0.01 mmhos/cm, el mayor contenido de fósforo promedio 7.4 ± 2.67 ppm, nitrógeno total promedio de $0.7 \pm 0.07\%$ y la

mayor densidad aparente ($4.19 \pm 0.52 \text{ g/cm}^3$). La media del índice de disturbio en este sitio fue la más alta de los tres sitios (16.55 ± 52.37).

Sitio 3: Copilco

Se trata del sitio con la menor elevación, entre los 3092 y 3146 m s.n.m., pendientes moderadas entre 16.33 y 25 grados y una apertura del dosel promedio de $10.16 \pm 0.86\%$. Este sitio fue el más cálido de los tres, con una temperatura media de $10.1 \pm 4.1^\circ\text{C}$ y humedad relativa ambiental promedio de $72 \pm 6.87\%$. El suelo de este sitio resultó el menos ácido, con un pH promedio de 6.16 ± 0.25 , humedad relativa promedio de 72 ± 6.87 , conductividad eléctrica alta ($0.1 \pm 0.02 \text{ mmhos/cm}$), el menor contenido de fósforo promedio ($5.8 \pm 0.98 \text{ ppm}$) y de nitrógeno ($0.6 \pm 0.089\%$), así como una densidad aparente de $3.9 \pm 0.18 \text{ g/cm}^3$. La media en el índice de disturbio de este sitio fue la más baja de todos los sitios (-16 ± 57.34).

El análisis de componentes principales muestra que las características ambientales varían entre los diferentes cuadros (Figura 5). Los primeros dos componentes principales explican en conjunto el 63.64% de la varianza en los datos ambientales. Sin embargo, sólo el primer componente principal resultó significativo en el remuestreo ($p=0.001$), dicho componente explicó el 45.5% de la varianza en los datos. Las variables que contribuyen en mayor medida a la ordenación a lo largo del primer eje son la elevación (-0.41), temperatura (0.39), densidad aparente del suelo (0.37) y humedad relativa del suelo (-0.36), mientras que las variables que contribuyeron en mayor medida a la ordenación a lo largo del eje y fueron el fósforo (0.55), el índice de disturbio (-0.43), la luz que pasa a través del dosel (-0.37) y la pendiente de la ladera (0.36). A lo largo de este primer componente se puede observar una clara separación de los cuadros correspondientes al sitio 1 respecto a los cuadros de los sitios 2 y 3, entre los cuales no hay una separación clara. Los cuadros del sitio 1 se diferencian del resto principalmente por sus altos valores en elevación, humedad relativa del suelo y nitrógeno total en el suelo, así como menores valores en densidad aparente del suelo, temperatura media y pH.

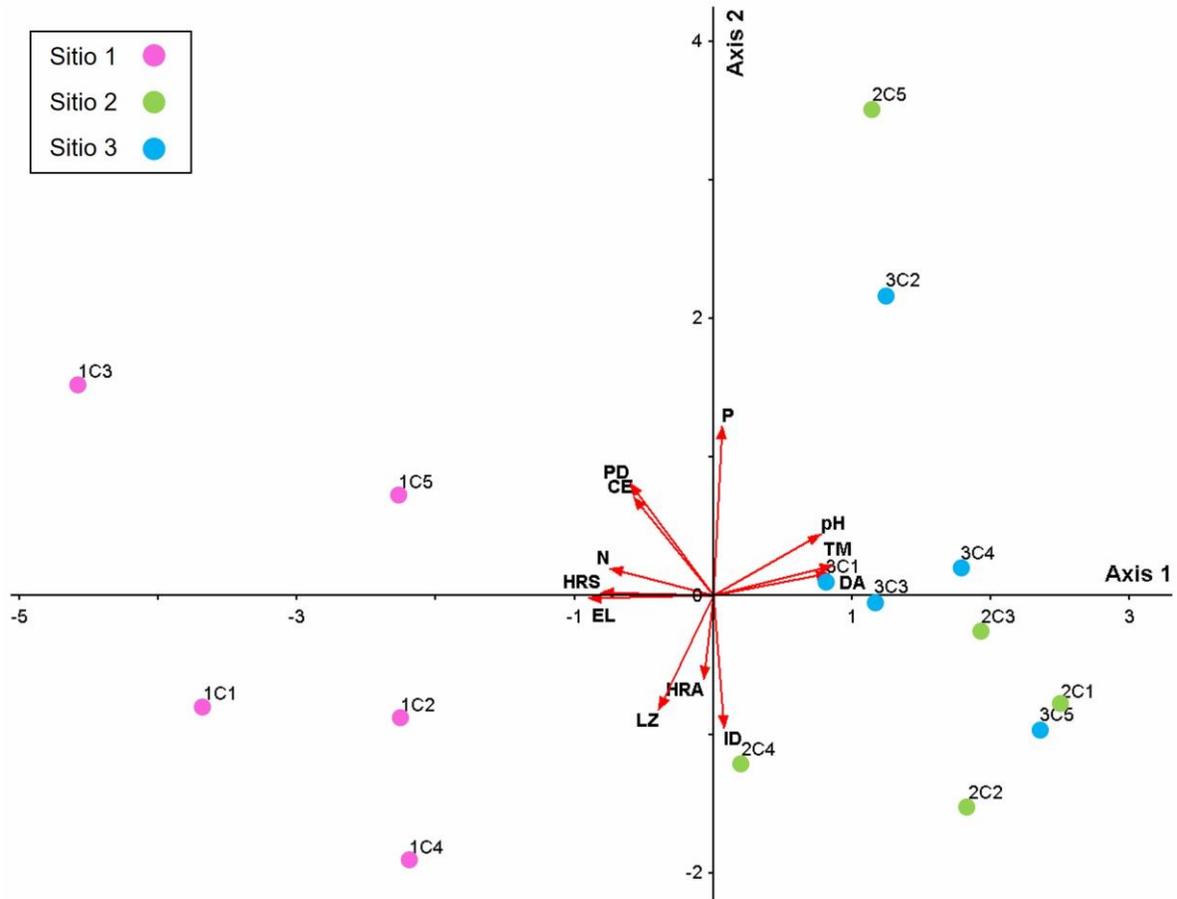


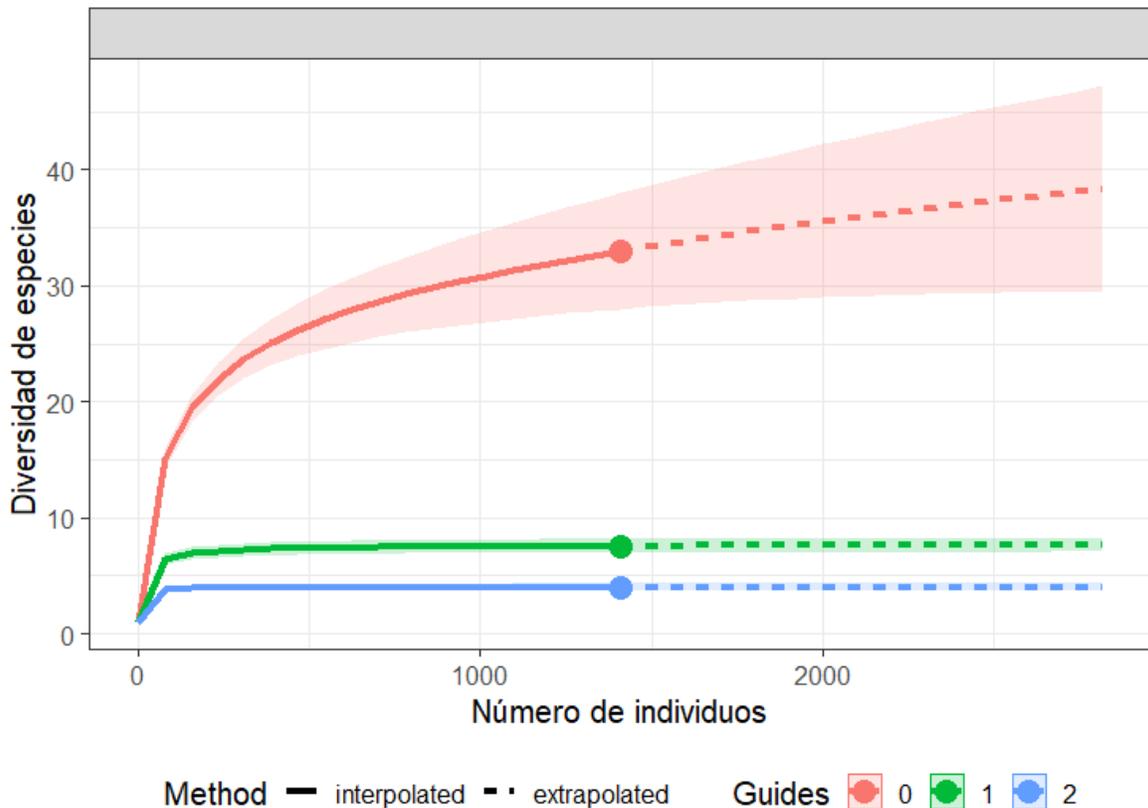
Figura 2. Análisis de componentes principales de las variables ambientales de los cuadros muestreados. **CE:** Conductividad eléctrica del suelo, **DA:** Densidad aparente, **EL:** Elevación, **HRA:** Humedad relativa ambiental, **HRS:** Humedad relativa del suelo, **DI:** Índice de disturbio, **LZ:** Luz a través del dosel estimada, **N:** Nitrógeno total en el suelo, **P:** Fósforo en el suelo, **PD:** Pendiente de la ladera, **pH:** pH del suelo, **TM:** Temperatura media mensual.

DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

En total fueron registrados 1409 esporomas dentro de los cuadros a lo largo del muestreo. El número de esporomas encontrados varió de un sitio a otro con sólo 87 esporomas en el sitio 1, 618 en el sitio 2 y 704 en el sitio 3. Fueron realizadas 278 colectas de entre 1 y 5 esporomas, los cuales fueron revisados al microscopio para completar su descripción.

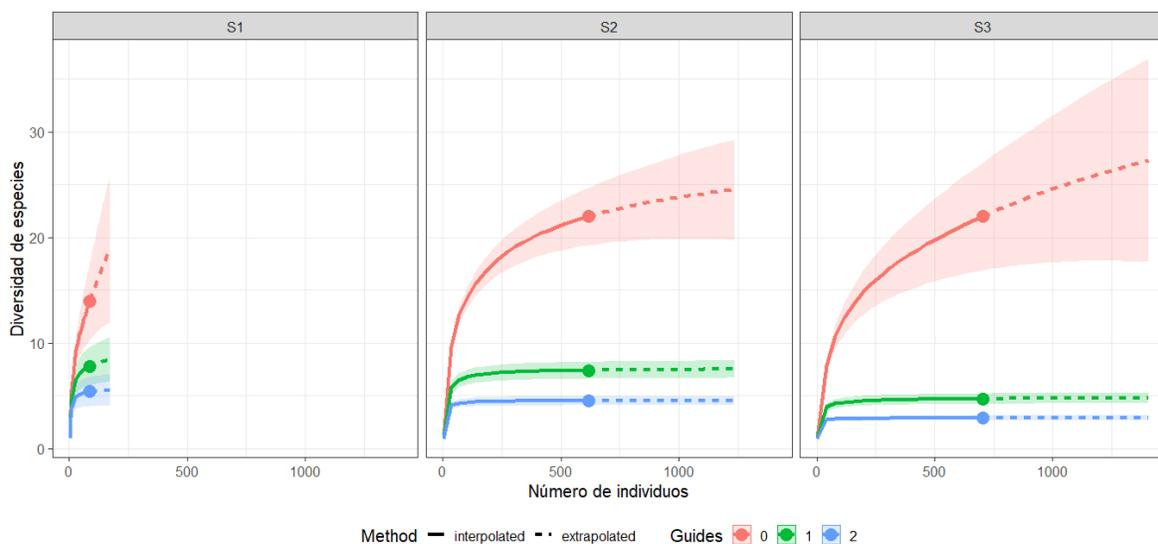
Con el uso de caracteres macroscópicos y microscópicos fue posible identificar 33 morfoespecies (Anexo 1). Se reporta además la presencia de una morfoespecie adicional, *Inocybe*. subsect. *Marginatae* 1, la cual fue encontrada fuera de los límites de las parcelas y, por

tanto, no fue considerada para los análisis posteriores. Las morfoespecies fueron nombradas de acuerdo con la vigencia de nombres de Index Fungorum, con excepción de *Inocybe geophylla* var. *lilacina* (Peck) Gillet debido a que hay evidencias que sugieren que esta variedad de tonos liláceos forma un subclado diferenciado de *I. geophylla*, que es típicamente blanquecino (Matheny y Swenie, 2018; Voitk y Matheny, 2017). De las 33 morfoespecies registradas, 26 pertenecen al género *Inocybe*, mientras que los géneros *Inosperma* y *Pseudosperma*, recientemente propuestos, sumaron 4 y 3 morfoespecies, respectivamente.



En la gráfica de rarefacción/extrapolación del muestreo para el total de cuadros (Figura 3) se observa que el muestreo abarcó la mayor proporción de la diversidad potencial en el sitio, aunque faltarían especies por registrar ya que la curva no alcanzó una asíntota. El número efectivo de especies calculado para los tres órdenes de diversidad elegidos para el total de cuadros muestreados son $0D=33$, $1D=7.56$ y $2D=4.01$, lo que significa que pese al gran número de especies presentes, la comunidad no es equitativa en términos de la presencia de esporomas, de modo que aproximadamente 7 especies frecuentes o aproximadamente 4 especies dominantes aportarían la mayoría de la diversidad en los cálculos ordinarios de los índices de Shannon-Wiener y Simpson, respectivamente.

Al observar los resultados respectivos para cada sitio (Figura 4), se nota una clara diferencia en la riqueza de especies en por lo menos un sitio. El sitio 1 presentó solamente 14 especies, mientras que los sitios 2 y 3 empataron con un total de 22 especies, aunque no exactamente con las mismas especies. La prueba de Kruskal-Wallis mostró que hay diferencias significativas en la riqueza de especies registrada entre los sitios ($p=0.00791$), mientras que la prueba de Wilcoxon mostró que es el sitio 1 el que presenta diferencias respecto a los sitios 2 ($p=0.034$) y 3 ($p=0.034$). Adicionalmente, los números de Hill de orden 1 y 2 observados para los sitios sugieren que, aunque el sitio 1 presenta la menor riqueza de especies, también presenta una dominancia menos marcada (${}^1D=7.8$, ${}^2D=5.4$) en comparación al sitio 2 (${}^1D=7.43$, ${}^2D=4.53$) y el sitio 3 (${}^1D=4.73$, ${}^2D=2.89$), siendo este último el sitio con una dominancia más marcada (Figura 3). Por otro lado, las curvas de rarefacción/extrapolación sugieren que la riqueza de especies de todos los sitios podría ser mayor que la detectada, en especial en el sitio 1, pues la curvas se mantiene en fase de crecimiento.



En cuanto a la diversidad beta, los sitios presentan una similitud superior al 50% (Tabla 1), siendo los sitios 1 y 3 los que presentaron la mayor similitud (61%). Sin embargo, este resultado cambia al observar los valores de similitud a nivel de cuadros y se observa que la diversidad del sitio 1 es bastante heterogénea, ya que los cuadros muestreados en ese sitio presentan valores de similitud bajos entre ellos y también respecto a los cuadros de los demás sitios, en tanto que las similitudes entre los cuadros del sitio 2 y 3 son mayores y relativamente homogéneas, dificultando la observación de patrones que distingan la pertenencia de cada cuadro a un sitio (Anexo 2). De las 33 morfoespecies registradas, solamente 8 pudieron ser encontradas en los 3 sitios: *Inocybe* aff. *muricellata*, *I. geophylla* (Bull.: Fr.) P. Kumm *sensu lato*, *I. geophylla* var. *lilacina* (Peck) Gillet, *I. nitidiuscula* (Britzelm.) Lapl., *I. obscurobadia* (J. Favre) Grund Stuntz, *I. subsect. Cortinatae* 1, *Inosperma calamistratum* (Fr.) Matheny y Esteve-Rav. e *Inosperma* cf. *cookei*.

	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3
Sitio 1	1	10	11
Sitio 2	0.55	8	12
Sitio 3	0.61	0.54	7

Tabla 1. Índices de similitud de Sørensen entre pares de sitios. El panel inferior muestra el índice de similitud entre sitios, mientras que el panel superior muestra el número de especies compartidas entre sitios. Se presenta también el número de especies exclusivas para cada sitio en la diagonal.

Estos resultados muestran que el recambio de especies entre sitios es alto, lo cual puede observarse en el número de especies exclusivas de cada sitio (1/14, 8/22 y 7/22) y es corroborado por el número efectivo de comunidades de orden cero calculado (1.71 ± 0.07). El número efectivo de comunidades indica que al considerar únicamente la presencia/ausencia de las especies presentes en cada sitio, se pueden distinguir aproximadamente 1.71 comunidades diferentes. Es decir, que a pesar de que el recambio de especies entre los sitios es alto, no es suficiente como para distinguir dos o más comunidades biológicas diferentes. Por otro lado, la misma estimación correspondiente para el orden 1 de diversidad se reduce a 1.27 ± 0.06 . Esto indica que al tomar en cuenta las frecuencias de las especies, así como el número de esporomas presentes en cada sitio, el total de especies registradas forma una sola comunidad que, a pesar del alto recambio de especies, mantiene una estructura similar entre los sitios.

En relación con la estructura de la comunidad, el cálculo del Índice de Valor de Importancia para cada especie muestra que la comunidad está fuertemente dominada por una morfoespecie, *Inocybe* aff. *muricellata*, seguido de *Inocybe geophylla* (Bull.: Fr.) P. Kumm *sensu lato*, e *Inosperma* cf. *cookei* (Figuras 5 y 6). Los valores de importancia calculados para cada sitio muestran que el patrón de dominancia de las primeras dos especies se mantiene en los sitios 2 y 3. Si bien, la posición de dominancia de las especies compartidas subsecuentes varía de un sitio a otro, estas tienden a ocupar posiciones similares en ambos sitios. En contraste, el sitio 1 muestra un patrón de dominancia distinto con *Inocybe* subsect. *Marginatae* 3, *Inocybe* cf. *nigrescens* e *Inosperma* cf. *maculatum* ocupando los primeros lugares. Si bien las dos especies más dominantes de toda la comunidad se encuentran en este sitio, su valor de importancia es menor. Vale la pena mencionar que, aunque los tres sitios presentan especies dominantes, el sitio 3 presenta la dominancia más marcada de los tres sitios. Estos resultados son consistentes con los estimadores de diversidad utilizados.

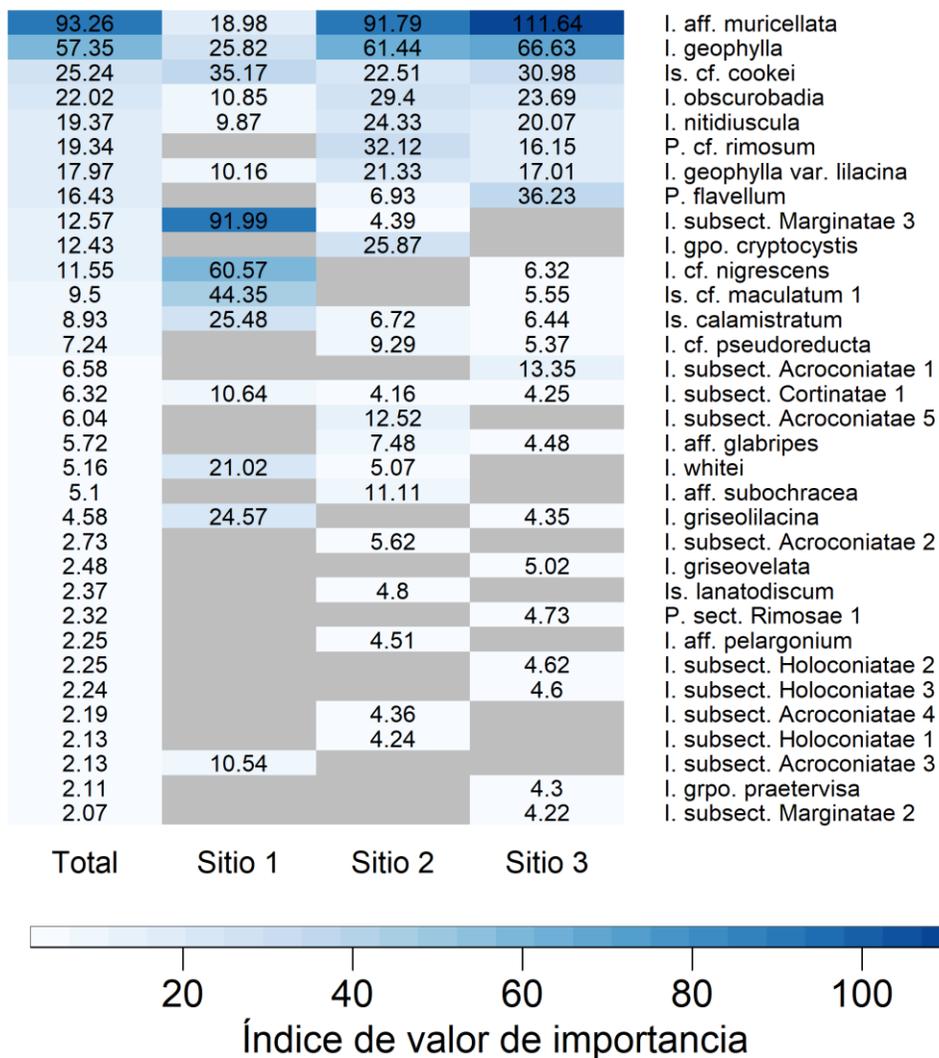


Figura 5. Valores de Importancia de las especies registrada para el total de los cuadros y para los cuadros muestreados en cada sitio.



Figura 6. Especies con los mayores valores del índice de Valor de Importancia (IVI). **A:** *Inocybe* aff. *muricellata*. **B:** *Inocybe geophylla* (Bull.: Fr.) P. Kumm *sensu lato*. **C:** *Inosperma* cf. *cookei*. **D:** *Inocybe obscurobadia* (J. Favre) Grund Stuntz. **E:** *Inocybe nitidiuscula* (Britzelm.) Lapl. **F:** *Pseudosperma* cf. *rimosum*. **G:** *Inocybe geophylla* var. *lilacina* (Peck) Gillet.

EFFECTOS DE LAS VARIABLES AMBIENTALES Y DE SITIO

De acuerdo con el modelo de variables ambientales (Figura 7), la abundancia de esporomas fue determinada principalmente por la elevación de los cuadros muestreados, decreciendo mientras la elevación se incrementa ($\beta = 0.138$, CI 95%: 0.063 – 0.305). Otras variables ambientales incluidas en el modelo fueron la pendiente ($\beta = 1.573$, CI 95%: 0.687 – 3.604), la humedad ambiental ($\beta = 0.882$, CI 95%: 0.551 – 1.413), la temperatura ($\beta = 1.122$, CI 95%: 0.775 – 1.624) y el disturbio ($\beta = 1.574$, CI 95%: 0.782 – 3.165). Si bien, estas variables no parecen tener un efecto importante por sí solas, su interacción con la elevación tiene un mayor efecto en

el número de esporomas registrado en cada cuadro potenciando (en el caso de la pendiente y la humedad relativa) o disminuyendo (temperatura y disturbio) la tasa a la que decrece el número de esporomas conforme la elevación se incrementa (Tabla 2).

Por otro lado, la riqueza de especies también estuvo influenciada de manera negativa por la elevación ($\beta = 0.295$, CI 95%: 0.173 – 0.505) (Figura 8). Otras variables que fueron incluidas en el modelo fueron el disturbio ($\beta = 1.465$, CI 95%: 0.925 – 2.320), la pendiente ($\beta = 1.220$, CI 95%: 0.708 – 2.102), la humedad relativa ambiental ($\beta = 1.065$, CI 95%: 0.679 – 1.669) y la temperatura ($\beta = 1.021$, CI 95%: 0.722 – 1.444), así como la interacción de estas variables con la elevación (Tabla 3). En este caso, la interacción de la elevación con la pendiente, la humedad relativa ambiental y el disturbio tuvo un efecto negativo sobre la producción de esporomas, mientras que la interacción con el disturbio tuvo un efecto positivo.

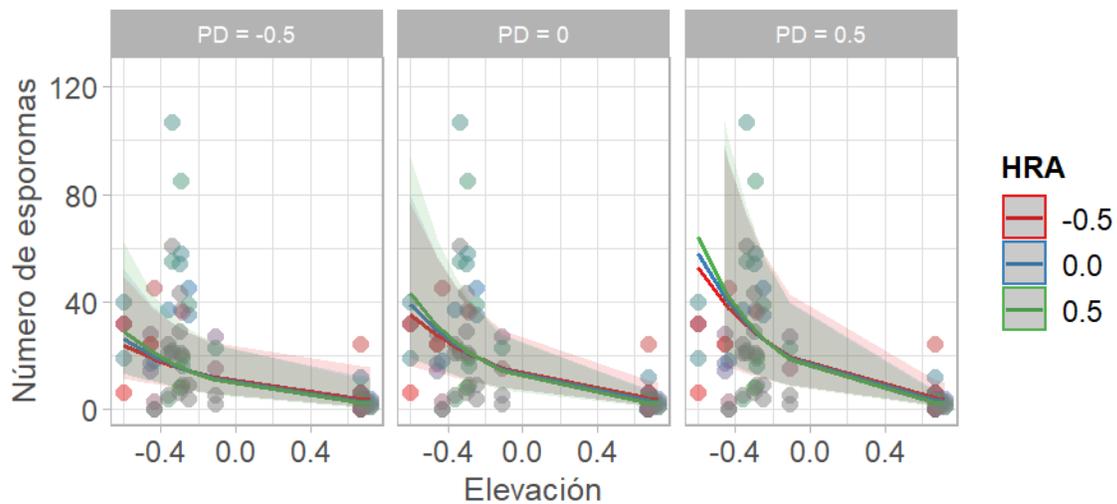


Figura 7. Modelo de abundancia de esporomas en función de las variables ambientales. Se muestra el efecto de la elevación en el número de esporomas registrados, así como el efecto de la pendiente (PD) y la humedad ambiental (HRA) en esta interacción. Las variables mostradas están centradas, por lo que el valor 0 representa la media de cada variable.

La evaluación de los residuos escalados de cada modelo puede consultarse en el Anexo 3.

<i>Predictors</i>	Abundancia		
	<i>Estimate</i>	<i>CI 95%</i>	<i>p</i>
(Intercept)	11.832	6.259 – 22.366	< 0.001
EL	0.138	0.063 – 0.305	< 0.001
PD	1.573	0.687 – 3.604	0.284
HRA	0.882	0.551 – 1.413	0.602
TM	1.122	0.775 – 1.624	0.543
DI	1.574	0.782 – 3.165	0.203
EL * PD	0.564	0.173 – 1.834	0.341
EL * HRA	0.584	0.205 – 1.667	0.315
EL * TM	1.372	0.468 – 4.021	0.564
EL * DI	3.898	0.628 – 24.208	0.144
Random Effects			
σ^2	0.33		
τ_{00} CU	0.11		
τ_{00} MS	0.42		
τ_{00} ST	0.00		
N_{CU}	15		
N_{MS}	5		
N_{ST}	3		
Observations	75		
Marginal R^2 / Conditional R^2	0.747 / NA		

Tabla 2. Modelo de abundancia de esporomas en función de las variables ambientales.

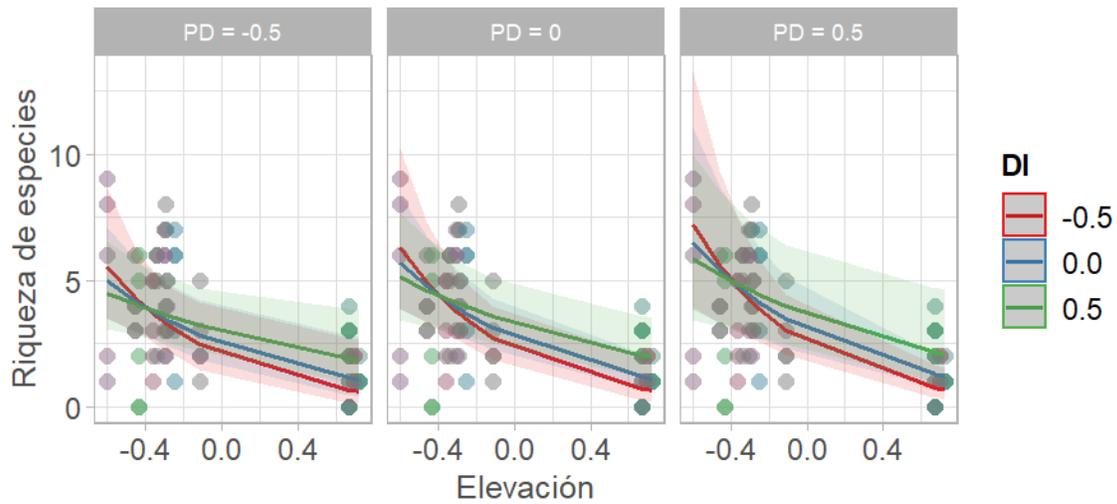


Figura 8. Modelo de riqueza de especies en función de las variables ambientales, de sitio y disturbio. Se muestra el efecto de la elevación sobre el número de especies registrado, así como el efecto de la pendiente (**PD**) y el disturbio (**DI**) en esta interacción. Las variables mostradas están centradas, por lo que el valor 0 representa la media de cada variable.

<i>Predictors</i>	Riqueza		
	<i>Estimate</i>	<i>CI 95%</i>	<i>p</i>
(Intercept)	2.731	1.962 – 3.801	<0.001
EL	0.295	0.173 – 0.505	<0.001
DI	1.465	0.925 – 2.320	0.104
PD	1.220	0.708 – 2.102	0.475
HRA	1.065	0.679 – 1.669	0.784
TM	1.021	0.722 – 1.444	0.907
EL * DI	2.677	0.785 – 9.128	0.116
EL * PD	0.892	0.412 – 1.932	0.773
EL * HRA	0.621	0.222 – 1.740	0.365
EL * TM	0.794	0.302 – 2.084	0.639
Random Effects			
σ^2	0.32		
τ_{00} CU	0.00		
τ_{00} MS	0.10		
τ_{00} ST	0.00		

N _{CU}	15
N _{MS}	5
N _{ST}	3
<hr/>	
Observations	75
Marginal R ² / Conditional R ²	0.537 / NA

Tabla 3. Modelo de riqueza de especies en función de las variables ambientales.

EFEECTO DE LAS VARIABLES EDÁFICAS

El modelo de la abundancia de esporomas en función de las variables edáficas (Figura 9) muestra que el número de esporomas registrado se ve afectado positivamente por el fósforo ($\beta = 1.821$, CI 95%: 1.388 – 2.389) y la conductividad eléctrica ($\beta = 0.000$, CI 95%: 0.000 – 0.001). Otras variables que fueron incluidas en el modelo fueron el disturbio ($\beta = 299.504$, CI 95%: 0.982 – 91302.543), nitrógeno ($\beta = 17.194$, CI 95%: 0.497 – 595.332), pH ($\beta = 17.701$, CI 95%: 0.122 – 2578.391) y humedad del suelo ($\beta = 1.149$, CI 95%: 0.756 – 1.747). Estas variables tienen un efecto marginal en el número de esporomas pero fueron incluidas debido a que las interacciones entre ellas, en especial con el disturbio, tuvieron un efecto importante. Las interacciones incluidas en el modelo fueron disturbio y fósforo ($\beta = 3.015$, CI 95%: 1.507 – 6.029), disturbio y nitrógeno ($\beta = 0.000$, CI 95%: 0.000 – 0.002), disturbio y conductividad eléctrica ($\beta = 13579.053$, CI 95%: 342.628 – 538165.117), disturbio y humedad relativa del suelo ($\beta = 1.469$, CI 95%: 0.750 – 2.876), disturbio y pH ($\beta = 0.005$, CI 95%: 0.001 – 0.042), fósforo y conductividad eléctrica ($\beta = 8.857$, CI 95%: 3.047 – 25.741), pH y humedad del suelo ($\beta = 1.066$, CI 95%: 0.437 – 2.601) y fósforo y pH ($\beta = 1.056$, CI 95%: 0.472 – 2.359) (Tabla 4).

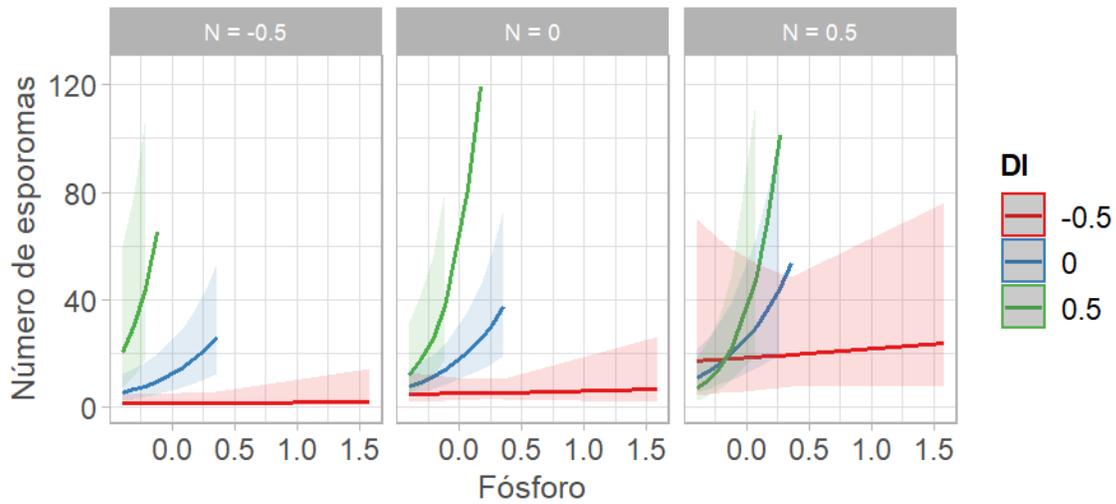


Figura 9. Modelo de abundancia de esporomas en función de las variables edáficas. Se muestra el efecto del fósforo en el número de esporomas registrados, así como el efecto del nitrógeno (N) y el disturbio (DI) en esta interacción. Las variables mostradas están centradas, por lo que el valor 0 representa la media de cada variable.

<i>Predictors</i>	<i>Estimate</i>	Abundancia	
		<i>CI 95%</i>	<i>p</i>
(Intercept)	0.048	0.001 – 1.795	0.100
P	1.821	1.388 – 2.389	<0.001
DI	299.504	0.982 – 91302.543	0.051
N	17.194	0.497 – 595.332	0.116
PH	17.701	0.122 – 2578.391	0.258
IC	0.000	0.000 – 0.001	<0.001
HRS	1.149	0.756 – 1.747	0.515
P * DI	3.015	1.507 – 6.029	0.002
DI * N	0.000	0.000 – 0.002	0.001
DI * IC	13579.053	342.628 – 538165.117	<0.001
DI * HRS	1.469	0.750 – 2.876	0.262
P * IC	8.857	3.047 – 25.741	<0.001
DI * PH	0.005	0.001 – 0.042	<0.001

PH * HRS	1.066	0.437 – 2.601	0.888
P * PH	1.056	0.472 – 2.359	0.895

Random Effects

σ^2	0.30
$\tau_{00 MS}$	0.32
$\tau_{00 ST}$	0.00
N_{MS}	5
N_{ST}	3
Observations	75
Marginal R^2 / Conditional R^2	0.757 / NA

Tabla 4. Modelo de abundancia de esporomas en función de las variables edáficas.

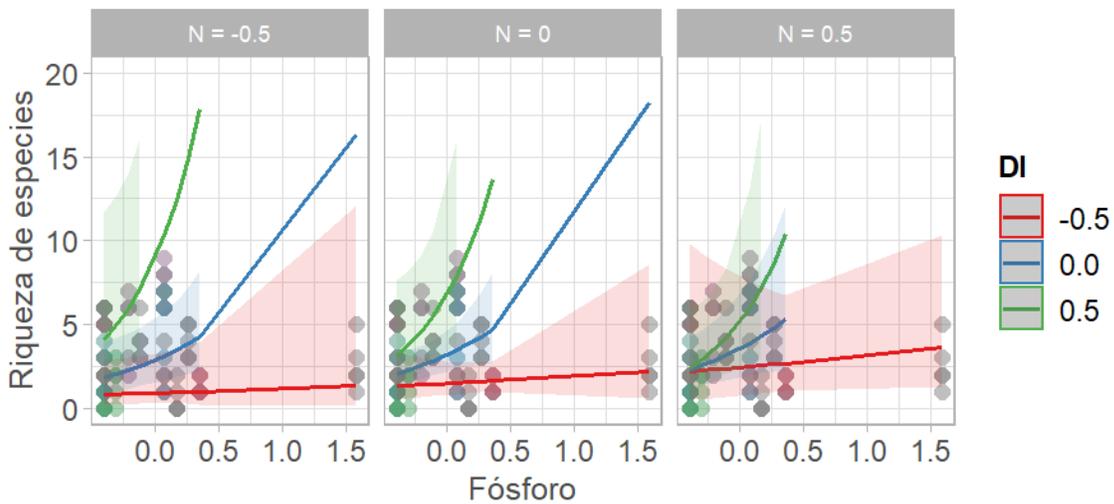


Figura 10. Modelo de riqueza de especies en función de las variables edáficas. Se muestra el efecto del fósforo en el número de especies registradas, así como el efecto del nitrógeno (**N**) y el disturbio (**DI**) en esta interacción. Las variables mostradas están centradas, por lo que el valor 0 representa la media de cada variable.

En cuanto a la riqueza de especies, esta resultó positivamente afectada por la cantidad de fósforo en el suelo ($\beta = 2.992$, CI 95%: 1.189 – 7.529), el disturbio ($\beta = 4.507$, CI 95%: 1.563 – 12.998) y el pH ($\beta = 5.838$, CI 95%: 1.808 – 18.847) (Figura 9). Otras variables incluidas en el modelo fueron el nitrógeno ($\beta = 5.838$, CI 95%: 1.808 – 18.847), conductividad eléctrica ($\beta = 5.838$, CI 95%: 1.808 – 18.847), y humedad relativa del suelo ($\beta = 5.838$, CI 95%: 1.808 – 18.847). Adicionalmente, se incluyeron las interacciones entre disturbio y fósforo ($\beta = 5.838$, CI 95%: 1.808 – 18.847), disturbio y nitrógeno ($\beta = 5.838$, CI 95%: 1.808 – 18.847), disturbio y conductividad eléctrica ($\beta = 5.838$, CI 95%: 1.808 – 18.847), disturbio y humedad, disturbio y humedad, relativa del suelo ($\beta = 5.838$, CI 95%: 1.808 – 18.847), fósforo y conductividad

eléctrica ($\beta= 5.838$, CI 95%: 1.808 – 18.847), fósforo y pH ($\beta= 5.838$, CI 95%: 1.808 – 18.847), y pH y humedad relativa del suelo ($\beta= 5.838$, CI 95%: 1.808 – 18.847).

Riqueza			
<i>Predictors</i>	<i>Estimate</i>	<i>CI 95%</i>	<i>p</i>
(Intercept)	3.199	2.226 – 4.597	<0.001
P	2.992	1.189 – 7.529	0.020
DI	4.507	1.563 – 12.998	0.005
N	1.243	0.442 – 3.496	0.680
PH	5.838	1.808 – 18.847	0.003
IC	1.068	0.569 – 2.008	0.837
HRS	1.173	0.740 – 1.860	0.498
P * DI	5.478	0.487 – 61.620	0.168
DI * N	0.220	0.021 – 2.288	0.205
DI * IC	76.658	1.371 – 4287.514	0.035
DI * HRS	1.332	0.600 – 2.955	0.481
P * IC	28.358	0.495 – 1623.981	0.105
DI * PH	0.051	0.006 – 0.451	0.007
PH * HRS	0.639	0.250 – 1.637	0.351
P * PH	0.473	0.028 – 7.944	0.603
Random Effects			
σ^2	0.31		
τ_{00} CU	0.00		
τ_{00} MS	0.11		
N _{CU}	15		
N _{MS}	5		
Observations	75		
Marginal R ² / Conditional R ²	0.521 / NA		

Tabla 5. Modelo de riqueza de especies en función de las variables edáficas.

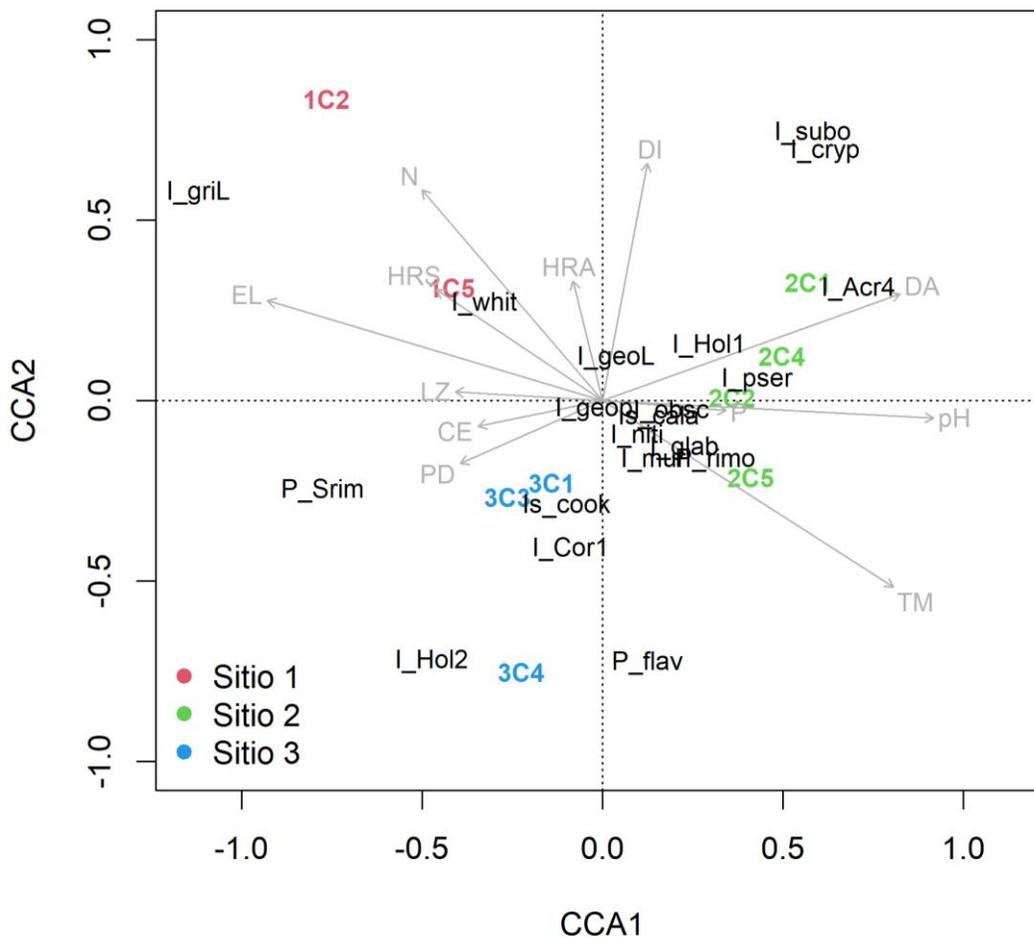


Figura 12. Acercamiento al Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) de las especies de la familia Inocybaceae en los cuadros muestreados. **CE:** Conductividad eléctrica del suelo, **DA:** Densidad aparente, **EL:** Elevación, **HRA:** Humedad relativa ambiental, **HRS:** Humedad relativa del suelo, **DI:** Índice de disturbio, **LZ:** Luz a través del dosel estimada, **N:** Nitrógeno total en el suelo, **P:** Fósforo en el suelo, **PD:** Pendiente de la ladera, **pH:** pH del suelo, **TM:** Temperatura media mensual.

Debido a los valores atípicos generados por los cuadros del sitio 1, en especial el cuadro 4, es difícil ver la ordenación del resto de las especies en los sitios 2 y 3. Sin embargo, al hacer un acercamiento a la intersección de los ejes (Figura 12), se observa una clara separación entre los cuadros del sitio 2 respecto a los del 3. Las especies que mostraron preferencia por los cuadros de sitio 2 fueron *Inocybe* subsect. Acroconiatae 4 (I_Acr4), *Inocybe* subsect. Holoconiatae 1 (I_Hol1), *Inocybe* gpo. *cryptocystis* (I_cryp), *Inocybe* aff. *glabripes* (I_glab), *Inocybe* aff. *muricellata* (I_muri), *Inocybe* aff. *subochracea* (I_subo), *Inocybe* cf. *pseudorreducta* (I_pser), *Inocybe whitei* (I_whit) y *Pseudosperma* cf. *rimosum* (P_rimo). Por otro lado, las especies *Inocybe* subsect. Cortinatae 1 (I_Cor1), *Inocybe* subsect. Holoconiatae 2 (I_Hol2) e *Inosperma* cf. *cookei* (I_s_cook), mostraron preferencia por el sitio 2. El resto de las especies no mostraron preferencia por un sitio en particular, por ejemplo, *Inocybe geophylla* (I_geoL).

Las pruebas de permutaciones indican que el modelo completo no es significativo ($F=0.75$, $p=0.88$) pero el primer eje de la ordenación sí lo es ($F=1.56$, $p=0.94$), por lo que la ordenación de las especies respecto a los sitios a lo largo de este eje es significativa.

DISCUSIÓN

DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

La comunidad de especies de la familia Inocybaceae presentes en el bosque de *A. religiosa* de la CRM es una comunidad conformada por al menos 33 especies pertenecientes a los géneros *Inocybe*, *Inosperma* y *Pseudosperma*. Si bien, el número de especies reportado en este trabajo podría no representar la totalidad de especies que están presentes en este bosque, sí representaría una porción mayoritaria de la comunidad en cuestión. En términos de la distribución, número de esporomas y biomasa estimada que produce cada especie, esta comunidad presenta una dominancia marcada, con aproximadamente 7 u 8 especies frecuentes y 4 especies dominantes, siendo *Inocybe* aff. *muricellata*, e *Inocybe* *geophylla* (Bull.: Fr.) P. Kumm *sensu lato* las dos más dominantes de toda la comunidad.

Las 33 morfoespecies reportadas en este trabajo representan un incremento importante en el registro de especies de este grupo de hongos respecto a trabajos anteriores, superando por más del doble las cifras previas (Delgado Durán, 2004; Tovar Bustamante, 2017; Silva Taylor, 2019). Este incremento en el número de taxa reportados se debe tanto a la intensidad del muestreo como a la minuciosa revisión de caracteres macroscópicos y microscópicos de los esporomas colectados, que fue acompañada del incremento en la disponibilidad de estudios y claves taxonómicas sobre la familia Inocybaceae (Cripps et al., 2010; Matheny, 2018; Matheny y Swenie, 2018; Ryberg et al., 2010). Este resultado pone de manifiesto la importancia de los caracteres microscópicos en la identificación taxonómica de los macromicetos en general y de este grupo en particular, ya que algunas de las morfoespecies reportadas por Tovar Bustamante (2017) resultaron complejos de especies que no pudieron ser separadas usando sólo caracteres macroscópicos. Un ejemplo importante de esto ocurrió con lo que en 2017 fue reportado como *Inocybe* complex. *rimosa*, del cual se pudieron separar 3 taxa diferentes en este trabajo: *Inocybe* aff. *muricellata*, *Inocybe* aff. *subochracea* y *Pseudosperma* cf. *rimosum*. En consecuencia, es posible que el gran valor de importancia que se reportó para *Inocybe* complex. *rimosa* en 2017 en realidad sea atribuible, en parte, a *Inocybe* aff. *muricellata*.

De acuerdo con los análisis de la diversidad beta, la distribución de las especies en el bosque no es homogénea. Hay un recambio de especies moderado entre los sitios muestreados, con poco más del 50% de especies compartidas entre ellos, e incluso varias especies que sólo se encontraron en uno de los sitios. En particular, el sitio 1 resultó ser el más heterogéneo de los sitios muestreados ya que los cuadros muestreados dentro de este sitio tuvieron pocas especies compartidas, a pesar de su cercanía. Cabe mencionar que, si bien los sitios 1 y 3 tuvieron la mayor similitud, según el índice de Sørensen, esto podría deberse a la baja riqueza de especies registrada en el sitio 1, pues compartió 11 de sus 14 especies con el sitio 3.

EFFECTOS DE LAS VARIABLES AMBIENTALES Y DE SITIO

Las diferencias en la riqueza de especies y la abundancia de los esporomas entre los sitios muestreados parecen responder a los diferentes factores abióticos de cada sitio, principalmente a la elevación. Según los modelos realizados, la elevación afecta negativamente tanto a la riqueza de especies como a la abundancia de sus esporomas, lo cual explicaría la gran

diferencia tanto en el número de especies como de esporomas registradas en el sitio 1, el más elevado, respecto al resto de los sitios.

La relación de la elevación con la riqueza y abundancia de hongos ectomicorrizógenos ha sido reportada en trabajos previos en diferentes bosques de coníferas, con resultados que varían entre efectos positivos, negativos y con picos en elevaciones medias (Alday et al., 2017; Boddy, 2015; de-Miguel et al., 2014). Esta relación parece ser específica de cada ecosistema y/o año de muestreo y podría atribuirse tanto a cambios en las condiciones abióticas como en la distribución de las plantas hospederas de los HECM (de-Miguel et al., 2014; Jarvis et al., 2015). Por un lado, las condiciones climáticas varían a lo largo de los gradientes altitudinales, con cambios en la temperatura, radiación solar, precipitación, deposición de la contaminación atmosférica, entre otras, lo que modifica el número de esporomas que son producidos (de-Miguel et al., 2014; Jarvis et al., 2015). De igual manera, se ha reportado que la distribución de las plantas hospederas modifica la composición de especies de hongos a lo largo del gradiente altitudinal, lo que podría producir también patrones en la diversidad de especies de hongos ectomicorrizógenos (Jarvis et al., 2015). Además, en la mayoría de estos trabajos se evalúa la respuesta de una amplia gama de especies, ya sea la comunidad completa o un grupo funcional particular (ectomicorrizógenos, saprobios, comestibles, etc.), lo que podría incrementar el ruido estadístico al momento de realizar los análisis.

En este trabajo se detectó un patrón decreciente en la riqueza de especies y abundancia de esporomas de la familia *Inocybaceae* a medida que la elevación se incrementa, aunque la similitud en la riqueza de especies entre los sitios 2 y 3 podría sugerir que la mayor riqueza de especies podría encontrarse en el sitio 2. Es importante tomar en cuenta que el sitio 1 podría estar albergando en la rizosfera una riqueza de especies mayor a la reportada pero la baja producción de esporomas, debido a las características del sitio, no permitió detectarla. En este sitio, se registró una morfoespecie única, *Inocybe* subsect *Acroconiatae* 3, por lo que podría asumirse que las diferencias en riqueza de especies registradas no se deben exclusivamente a la supresión de la producción de esporomas causada por las condiciones del sitio, también a cambios reales en la distribución de las especies, según su afinidad a las características de cada sitio. Desafortunadamente, la evidencia generada en este trabajo no permite saber si estos patrones detectados se deben a cambios ambientales, cambios en la distribución de las plantas hospederas o a ambas. Estudios a futuro que se lleven a cabo en el sitio de estudio deberían tomar en cuenta no sólo los esporomas, si no la interacción planta-hongo, así como la diversidad de especies que yace oculta en el suelo y sólo puede ser detectada con análisis moleculares.

Los modelos de riqueza de especies y abundancia de esporomas también muestran que la intensidad del efecto de la elevación se ve afectada por la interacción con otras variables, como la pendiente de la ladera y el disturbio registrado en el sitio. Por ejemplo, la pendiente parece afectar de manera positiva tanto el número basal de esporomas como el número basal de especies que pueden encontrarse en los diferentes cuadros muestreados.

El efecto de la pendiente de la ladera en la producción de esporomas ha sido reportado en pocos estudios, con resultados contrastantes. de-Miguel et al. (2014) reportan que la pendiente exacerbó las diferencias en la producción de esporomas entre laderas con orientación norte y

sur, incrementando en laderas norte con pendientes altas y disminuyendo en laderas sur al incrementar la pendiente. Por otro lado, Bonet et al. (2008) reportaron que la pendiente tuvo un efecto negativo en la producción de esporomas de *Lactarius* comerciabiles. En contraste, Gómez-Hernández et al. (2012) encontraron que la pendiente está positivamente correlacionada con la riqueza de especies xilosaprobias, mas no tuvo efecto en las especies ectomicorrícicas.

El resultado reportado en este trabajo, y la disparidad entre los trabajos previos, podría deberse a que la topografía modifica la distribución espacial de la humedad del suelo, el contenido de nutrientes, el microclima, entre otros (Zhang et al., 2013), creando mosaicos ambientales que repercuten de diferentes formas en la riqueza y producción de esporomas de diferentes especies de macromicetos. Es posible que en el sitio de estudio las pendientes elevadas permiten un adecuado escurrimiento hídrico en comparación a los terrenos planos que tienden a estancarse, lo que favorece el adecuado desarrollo del micelio y sus esporomas debido a que el exceso de humedad en el suelo favorece el crecimiento del micelio a costa de la fructificación (Pinna et al., 2010). Sin embargo, se requiere más investigación para conocer las causas reales de este fenómeno.

De manera similar a la pendiente, la humedad relativa ambiental parece incrementar el número mínimo de esporomas registrados en cada cuadro. Esta variable ambiental favorece la formación de primordios y la formación de esporomas, moldeando su desarrollo y forma (Boddy et al., 2014; Kües y Liu, 2000; Sakamoto, 2018). Si bien, la humedad del sustrato podría ser más importante que la humedad relativa ambiental en la formación de esporomas, su importancia también podría deberse a que es un reflejo de la precipitación, que es importante para iniciar la formación de esporomas (Pinna et al., 2010).

EFFECTOS DE LAS VARIABLES EDÁFICAS

Respecto al efecto de las variables edáficas sobre la abundancia de esporomas, se observó que el número de esporomas se ve afectado de manera positiva por el fósforo y la conductividad eléctrica, así como la interacción entre estas dos variables. Por otro lado, la riqueza de especies parece ser afectada de manera positiva por el fósforo y el pH. Los mecanismos mediante los cuales estas variables modifican el número de esporomas aún no son bien entendidos y parecen afectar de manera diferente a distintos grupos de hongos (Read y Perez-Moreno, 2002).

La conductividad eléctrica del suelo es una medida de la cantidad de sales disponibles. Esta variable es importante debido a que es afectada por la disponibilidad de nutrientes en el suelo y repercute en la actividad de microorganismos. Aunque no representa una medida directa de ningún ion o sal en específico, la conductividad eléctrica está correlacionada con la concentración de nitratos, potasio, sodio, cloruro, sulfato y amonio (USDA, 2021). Es probable que el efecto de la conductividad eléctrica sobre la abundancia de esporomas esté asociada al contenido nutrimental del suelo, aunque sería necesario determinar con más especificidad los nutrientes disponibles.

El pH parece ser un factor de gran importancia que modifica la estructura, diversidad y biomasa de las comunidades bacterianas y fúngicas del suelo en distintos ecosistemas (Carrino-Kyker et

al, 2016). En varios estudios se ha observado que el pH modifica la riqueza de especies u OTUs detectada en suelo y raíces con secuencias de DNA (Carrino-Kyker et al., 2016; Rincón et al., 2015; Tedersoo et al., 2014). El efecto del pH sobre las especies ectomicorrícicas varía entre distintos grupos taxonómicos, con efectos negativos para algunos, como los Archaeorhizomycetes y la familia Boletaceae, efectos neutros para las familias Herpotrichiellaceae, Mortierellaceae y Suillaceae, así como efectos positivos para otras familias, incluyendo las familias Inocybaceae, Cortinariaceae, y Russulaceae (Rincón et al., 2015). En particular, para la familia Inocybaceae, se observó que el pH no modificó la riqueza de especies detectada en el suelo, pero sí incrementó la riqueza detectada en raíces (Rincón et al., 2015). De manera específica *I. geophylla* ha sido señalada previamente como una especie con preferencia por ambientes ácidos (Zotti et al., 2013).

En algunos estudios se ha probado el efecto de la fertilización con fósforo en la interacción ectomicorrícica y, aunque no hay evidencias de que el fósforo modifique la producción de esporomas, se ha reportado que el tratamiento con este elemento afecta la colonización de las raíces con ectomicorrizas y modifica la composición de especies ectomicorrícicas detectada mediante esporomas y mediante el análisis molecular de las micorrizas en especies de *Populus* y *Larix* (Baum y Makeschin, 2000; Wang et al., 2018). Además, la respuesta de los hongos ectomicorrizógenos a la fertilización no es homogénea y sugiere la existencia de grupos de hongos con diferentes estrategias para obtener nutrientes, las cuales se ven favorecidas o afectadas por la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Carrino-Kyker et al., 2016; Read y Perez-Moreno, 2002).

Resultados similares han sido encontrados en estudios que evalúan el efecto del fósforo disponible en el suelo de sitios contrastantes sobre los HECM. Morris et al. (2008) encontraron que el fósforo extraíble del suelo explicaba de manera significativa la variación en la distribución de HECM en un bosque mixto de *Quercus*. Reverchon et al (2012) observaron que la abundancia y riqueza de especies ectomicorrizógenas, detectada mediante esporomas, respondió de manera negativa a la fertilidad del suelo de tres sitios distintos y reportaron que al menos dos taxa de *Inocybe* respondieron de manera negativa al contenido de fósforo del suelo. Sin embargo, en ambos trabajos se menciona que la respuesta de las especies de un mismo género no es homogénea y responden de manera diferente a los distintos factores edáficos. Los resultados de este trabajo concuerdan con esta observación y, de acuerdo con el CCA realizado, algunas de las especies registradas mostraron preferencia por cuadros con altos valores de fósforo y pH, especialmente por los cuadros del sitio 2. Algunas de las especies que mostraron esta tendencia fueron *Inocybe* subsect. Acroconiatae 4, *Inocybe* gpo. *cryptocystis*, *Inocybe* aff. *subochracea* e *Inocybe* cf. *pseudorreducta*. En contraposición, algunas de las especies mostraron preferencia por suelos ácidos y con bajo contenido de fósforo, entre las que se encuentran *Inocybe* subsect Acroconiatae 3, *Inocybe* cf. *nigrescens*, e *Inosperma* cf. *maculatum* 1.

Según lo reportado en distintos estudios, el nitrógeno parece tener un efecto mayor que el fósforo en la interacción ectomicorrícica (Carrino-Kyker et al., 2016; Fernandez y Kennedy, 2016; Lilleskov et al., 2011). Sin embargo, en los resultados de este trabajo el nitrógeno no parece tener un efecto significativo por sí sólo. Esto podría deberse a que en el suelo del bosque de *Abies religiosa* de la CRM el nitrógeno no es un factor limitante, caso contrario al fósforo, que se encuentra disponible en pequeñas cantidades (Delgadillo-Durán, 2011; Vázquez Santos

2019). En consecuencia, el efecto del nitrógeno podría no ser detectado de manera directa, ya que en el bosque no hay sitios con altos contrastes en la disponibilidad de este elemento (Vázquez Santos 2019), aunque podría tener efectos indirectos mediante su relación con otras variables edáficas y la modificación de la interacción micorrícica. Otra posible explicación sería que la producción de esporomas de las especies estudiadas no depende del nitrógeno y, por tanto, no se ve afectada ante los cambios en la disponibilidad de este elemento.

Se ha sugerido que el incremento del nitrógeno, en conjunto con la acidificación del suelo, podría producir la limitación del fósforo con el paso del tiempo (Carrino-Kyker et al., 2016; Cross y Schlesinger, 1995). Esto podría explicar la baja disponibilidad de fósforo en el sitio de estudio, pues el pH de todas las muestras analizadas resultó ligeramente ácido con una media de 5.94, aunque dichos valores se encuentran dentro del intervalo normal para bosques de *A. religiosa* (Rzedowski, 1978). Bajo un escenario como éste, la alta disponibilidad de nitrógeno produce una mayor transferencia de éste hacia las plantas, lo que incrementa la biomasa de sus partes aéreas y disminuye la transferencia de carbón hacia las raíces y, por lo tanto, a los hongos ectomicorrizógenos (Brunner, 2001). Estas condiciones son poco adecuadas para el desarrollo de los HECM, por lo que aquellos que cuenten con estrategias nutricionales que les permitan sobrevivir y desarrollarse adecuadamente en este ambiente podrían verse favorecidas. Por ejemplo, Wang et al (2018) sugieren que, bajo altas concentraciones de nitrógeno en el suelo, la comunidad de HECM podría modificarse para favorecer a aquellas especies que posean mayor eficiencia en la absorción de fósforo.

Las distintas respuestas que tienen las especies de HECM al incremento en el nitrógeno del suelo permiten clasificarlas en nitrofóbicas, aquellas especies que se ven afectadas por el incremento en nitrógeno, y nitrofilicas, aquellas que toleran o no se ven afectadas por el incremento en nitrógeno (Lilleskov et al., 2011). El estudio de las especies nitrofóbicas y nitrofilicas ha permitido plantear diferentes hipótesis que explicarían la respuesta diferenciada que presentan estas especies al incremento de nutrientes en el suelo. Una de esas hipótesis, plantea que estos dos grupos de hongos podrían tener diferentes capacidades enzimáticas y estar especializados en diferentes fuentes orgánicas de nutrientes: Las especies nitrofóbicas aprovecharían el nitrógeno orgánico (N_o), mientras que las nitrofilicas se especializarían en aprovechar el fósforo orgánico (P_o) (Carrino-Kyker et al., 2016).

Esta hipótesis resulta interesante en el contexto del trabajo presente, ya que, en suelos ácidos de bosques templados, el fósforo orgánico sería la forma dominante en la que se encuentra este elemento (Carrino-Kyker et al., 2016). Además, los HECM tienen la capacidad de incrementar el acceso al fósforo inorgánico soluble e insoluble, así como al fósforo orgánico, debido a su capacidad de producir fosfatasa que degradan el P_o , así como ácidos orgánicos con la capacidad de movilizar el fósforo de los complejos minerales (Carrino-Kyker et al., 2016). De modo que, bajo las circunstancias de un suelo con pH ácido, en el que el fósforo es un elemento limitante, las especies que sean más eficientes en la liberación de este nutriente serían favorecidas. Tal podría ser el caso de las especies de la familia Inocybaceae ya que, por su tipo de exploración hidrofílico de corta distancia, podrían tratarse de especies nitrofilicas (Lilleskov et al., 2011). Además, se ha reportado una correlación positiva entre el número de secuencias de DNA pertenecientes a este taxón y la actividad de fosfatasa en el suelo, en particular de la fosfodiesterasa (Carrino-Kyker et al., 2016).

La producción de esporomas de las especies de Inocybaceae también parece indicar una tendencia nitrofilica. Si bien, las especies de esta familia han presentado respuestas mixtas ante la fertilización del suelo en diferentes estudios, por lo general presentan una menor sensibilidad al nitrógeno que otros géneros como *Cantharellus*, *Cortinarius* o *Tricholoma*, con una reducción en la producción de sus esporomas menos estrepitosa que éstos últimos (Arnolds, 1991; Baum y Makeschin, 2000; Lilleskov et al., 2011). Esto es consistente con trabajos de monitoreo pasados realizados en el mismo sitio de estudio, en los que la abundancia de esporomas de *Inocybe sensu lato* fue considerablemente mayor a los géneros antes mencionados (Silva Taylor, 2019; Tovar Bustamante, 2017).

Otros estudios han sido más específicos y han reportado efectos en la producción de esporomas a nivel de especie. Se ha reportado que *Inocybe glabripes* no presentó reacción ante diferentes escenarios de fertilización con fósforo y nitrógeno en un bosque de *Populus*, produciendo esporomas en todos los tratamientos (Baum y Makeschin, 2000). El mismo trabajo reporta que los esporomas de *Inocybe geophylla* sólo aparecieron después de la fertilización con nitrógeno, mientras que los de *Inocybe umbrina* aparecieron con la fertilización con fósforo. Estos resultados contrastan con los de este trabajo, pues *I. aff. glabripes* sólo fue encontrado en los sitios 2 y 3, mientras que *Inocybe geophylla* estuvo presente en todos los sitios. Es posible que estas discrepancias se deban a la diferencia en la magnitud de concentración de nutrientes debida a la fertilización o simplemente al tipo de vegetación.

De manera general, los trabajos que han evaluado el efecto de la fertilidad del suelo sobre la producción de esporomas de HECM parecen reforzar la idea de que la producción de esporomas de las especies de la familia Inocybaceae se ve favorecida, o al menos no es tan afectada, por el incremento del nitrógeno o fósforo en el suelo. Sin embargo, la respuesta a nivel específico no es homogénea o generalizable. Por otro lado, *Inocybe grammata* ha presentado una disminución en la producción de sus esporomas tras la adición de nitrógeno (Peter et al., 2001). De manera similar, los resultados de este trabajo muestran que la fertilidad del suelo, en particular el fósforo, tiene un efecto sobre la riqueza y abundancia de las especies de la familia Inocybaceae. Sin embargo, al evaluar el efecto de las distintas variables sobre cada especie, se observa una respuesta diferencial por parte de las especies al ambiente, de modo que hay especies con preferencia por sitios con altos niveles de fósforo y pH, mientras que otras prefieren sitios con características opuestas y con mayor contenido de nitrógeno, sin olvidar a aquellas que presentan plasticidad y se distribuyen en todos los sitios a pesar de sus condiciones contrastantes. Es posible que las 8 morfoespecies compartidas por los tres sitios muestreados presenten una alta eficiencia en el aprovechamiento del fósforo y, por tanto, contribuyan de manera importante a la transferencia de este nutriente y a la resiliencia del bosque. Futuras investigaciones sobre la ecología de estos hongos deberían abordar su actividad metabólica para demostrar si esto es cierto.

EFECTO DEL DISTURBIO

En las últimas décadas, el disturbio ha sido objeto de interés para los ecólogos, quienes han tratado de entender cómo las acciones humanas pueden afectar a la biodiversidad de los ecosistemas, especialmente el efecto de las acciones humanas que no producen cambios drásticos o súbitos en el ambiente (Albuquerque et al., 2017; Santos Gonçalves et al., 2020).

Esto es de gran importancia, pues se ha reconocido el papel que los disturbios juegan en la modificación de los paisajes y los ecosistemas debido a que pueden afectar la estructura y función de los ecosistemas al moldear sus patrones espaciales (Dobor et al., 2018; Turner et al., 2003). Esto se debe a que el disturbio no sólo responde a la heterogeneidad de un sitio, sino que también puede fungir como fuente de heterogeneidad espacio-temporal de la disponibilidad de recursos que pueden ser importantes para la permanencia o desarrollo de las especies (Turner et al., 2003; Vega y Peters, 2003).

A la fecha, son pocos los estudios que evalúan el efecto de alguna forma de disturbio sobre las especies de hongos ectomicorrizógenos y ninguno de ellos se ha enfocado en las especies de la familia *Inocybaceae* (Azul et al., 2011; Kranabetter et al., 2017; Pérez-López et al., 2021; Salo y Kouki, 2018; Tervonen et al., 2019; Tomao et al., 2017; Trappe et al., 2009). En estos estudios se ha abordado el papel que juegan la compactación del suelo (Kranabetter et al., 2017; Trappe et al., 2009), el deshierbe y reducción de la cobertura vegetal (Tomao et al., 2017), extracción de madera y deterioro del suelo (Tomao et al., 2017), los incendios naturales o prescritos (Taudière et al., 2017), diferentes prácticas de manejo forestal (Azul et al., 2009, 2011; Pérez-López et al., 2021), el ramoneo y herbivoría (Gehring y Whitham, 1994; Tervonen et al., 2019), así como la colecta de hongos (Egli et al., 2006; Tomao et al., 2017), entre otros tipos de disturbio. Los resultados que se han obtenido en estos estudios son mixtos, con efectos positivos, negativos o neutros sobre la riqueza, composición de especies o abundancia de esporomas producidos por las especies de HECM.

Comparar los resultados de estos estudios es complicado debido a que se han realizado en ecosistemas muy diferentes, con diferentes fuentes de disturbio e incluso en aquellos estudios en los que se evalúa el mismo tipo de disturbio, las formas en que se mide el disturbio pueden ser un tanto subjetivas. En la gran mayoría de los casos, el disturbio se evalúa de manera categórica, comparando parcelas control y “perturbadas” (Craig et al., 2016; Tervonen et al., 2019), con diferentes niveles discretos de disturbio (Azul et al., 2009, 2011; Mayer et al., 2022; Pérez-López et al., 2021) o con un diseño experimental factorial (Kranabetter et al., 2017; Salo y Kouki, 2018). En comparación, este trabajo evalúa el papel del disturbio de manera integral, tomando en cuenta distintos tipos de disturbio (i.e: Crianza de ganado, deterioro del hábitat y actividades humanas) y mediante el uso de un índice que cuantifica el nivel de disturbio presente en cada uno de los cuadros que fueron muestreados, permitiendo el uso del disturbio como una variable y no sólo como un factor.

En ese sentido, es importante mencionar que, de acuerdo con el índice de disturbio utilizado, no existe un sitio que presente mayor o menor disturbio, si no que existen cuadros que presentaron mayor disturbio que otros, independientemente del sitio al que pertenecen. Por ejemplo, el cuadro con mayor nivel de disturbio perteneció al sitio 2 (2C3), seguido de uno del sitio 3 (3C5) y uno del sitio 1 (1C1). Esto concuerda con lo que se sabe acerca de la dinámica del disturbio, pues se ha podido observar que el disturbio, más que homogenizar los ecosistemas, genera heterogeneidad espacial a múltiples escalas al crear mosaicos complejos de parches que varían en tamaño, forma y severidad del disturbio (Turner, 2010).

Los análisis de estructura y diversidad de la comunidad estudiada en este trabajo muestran que se trata de una comunidad altamente heterogénea y con una dominancia marcada por unas

cuantas especies. Al respecto, la hipótesis del disturbio intermedio establece que el disturbio tiene un impacto positivo tanto en la diversidad alfa como beta cuando su intensidad es media (Thom et al., 2017; Vega y Peters, 2003). Esto es causado por la formación de parches con diferentes características ambientales que se encuentran inmersos en un mismo paisaje, lo que incrementa el número de especies y la tasa de recambio entre los parches (Vega y Peters, 2003). Esta hipótesis ha podido ser corroborada en macromicetos con estudios que muestran que la riqueza de HECM incrementa después de incendios (Salo y Kouki, 2018).

Si bien, no podemos atribuir totalmente la diversidad de especies de la familia *Inocybaceae* reportadas en este trabajo al disturbio, los modelos que evalúan la relación entre las diferentes variables medidas con la abundancia de esporomas y riqueza de especies parecen mostrar que el disturbio sí tiene incidencia en este fenómeno al interactuar con otras variables. En la mayoría de los modelos, el disturbio por sí mismo no pareció tener un efecto en la abundancia de esporomas o riqueza de especies de la familia *Inocybaceae*. Sin embargo, su interacción con otras variables, en particular con las variables edáficas, sí tuvo un efecto significativo.

En el caso de las variables ambientales y de sitio, la interacción entre la elevación y el disturbio parece ser importante y estaría incrementando tanto el número basal de esporomas como de especies registradas. Es decir, entre los cuadros con elevaciones similares, aquellos con mayor disturbio muestran una riqueza de especies y abundancia de esporomas mayor que aquellos con menor disturbio. Esto concuerda con estudios previos sobre el disturbio, en los que se ha observado que el disturbio tiene efectos positivos en la biodiversidad al fungir como fuente de heterogeneidad espacio-temporal de la disponibilidad de recursos fundamentales para la permanencia de algunas especies (Thom et al., 2017; Vega y Peters, 2003). Según el CCA realizado, entre las especies que tuvieron preferencia por los cuadros con mayor disturbio se encuentran *Inocybe* aff. *pelargonium*, *Inocybe griseolilacina*, *Inocybe griseovelata*, *Inocybe* subsect. *Acroconiatae* 2, *Inocybe* subsect. *Holoconiatae* 3, *Inocybe* subsect. *Marginatae* 3 e *Inosperma lanatodiscum*. Sin embargo, no se puede decir que estas especies son indicadoras del disturbio pues el efecto del disturbio no fue significativo y no hay suficiente evidencia para soportar esta hipótesis, por lo que trabajos futuros tendrían que analizar lo que ocurre con cada especie en particular para poder identificar si esto realmente ocurre y cuáles son las especies que realmente se ven favorecidas.

Respecto a las variables edáficas, el disturbio parece jugar un papel importante sobre la abundancia de esporomas al interactuar con el fósforo, la conductividad eléctrica, el nitrógeno, y el pH. Las interacciones del disturbio con el fósforo, la conductividad eléctrica y el pH tienen un efecto positivo en el número de esporomas registrados, de modo que el disturbio incrementaría el número mínimo de esporomas que se esperaría encontrar en sitios con valores similares de estas variables. En particular, en la Figura 9, se observa que el disturbio parece modificar la tasa a la que incrementa el número de esporomas conforme el fósforo también lo hace. Por otro lado, la interacción entre el nitrógeno y el disturbio tiene un efecto negativo en la abundancia de esporomas, por lo que los sitios con alto contenido de nitrógeno y mayor disturbio producirían un menor número de esporomas.

Si bien, existen pocos estudios que evalúan el efecto de la interacción de estas variables sobre los HECM, en uno de ellos se observó que la concentración de nitrógeno y el pH del suelo fueron

significativamente mayores en sitios perturbados por la tala intensa de árboles (Mayer et al., 2022). En el mismo estudio se observó que algunos géneros de HECM, como *Inocybe*, *Lactarius* y *Thelephora* estuvieron presentes en sitios perturbados. Además, otros grupos de HECM, incluyendo *Inocybe*, presentaron una abundancia relativa de secuencias de DNA mayor cuando la cantidad de madera muerta y biomasa en pie de los árboles incrementaba. En otro estudio se evalúa el efecto de la intensidad de los incendios sobre los HECM y se encontró que *Inocybe* fue el quinto género más abundante, sólo superado por *Cortinarius*, *Russula*, *Tricholoma* y *Lactarius* (Salo y Kouki, 2018). Estos resultados parecen consistentes con lo discutido en la sección anterior, pues la producción de esporomas de las especies de la familia Inocybaceae se ve modificada por las propiedades edáficas, principalmente el fósforo, conductividad eléctrica y el pH, mientras que el nitrógeno por sí solo no tuvo un efecto significativo en el número de esporomas, pero al interactuar con el disturbio su efecto se vuelve evidente.

El caso de la riqueza de especies es interesante ya que en el modelo de las variables edáficas el disturbio sí tuvo un efecto significativo por sí solo, incrementando el número de especies registradas en cada sitio. Además, la interacción del disturbio con la conductividad eléctrica y con el pH también fue significativa. De manera similar a lo ocurrido con el nitrógeno en la abundancia de especies, la conductividad eléctrica no tuvo un efecto significativo por sí sola pero su interacción con el disturbio sí lo fue, esto podría ser explicado por la teoría del disturbio intermedio. A nivel de especie, se ha reportado que algunas especies de HECM sólo fueron encontradas en sitios que sufrieron incendios, como *Inocybe grammata* e *I. lacera* var. *lacera* (Salo y Kouki, 2018). Posiblemente la tala, los incendios y otros tipos de disturbio modifican propiedades del suelo, al alterar la formación de nitrógeno y fósforo mineral, y como consecuencia el pH y la conductividad eléctrica, alterando el efecto de las variables edáficas sobre la distribución, riqueza y abundancia de esporomas de las especies de Inocybaceae descritas en la sección anterior. No obstante, para poder corroborar esto es necesario realizar estudios que tomen en cuenta las fracciones mineral y orgánica de los diferentes nutrientes del suelo.

La interacción del disturbio y la conductividad eléctrica tuvo efecto positivo en la riqueza de especies, posiblemente como consecuencia del alto contenido en iones que podrían ser aprovechadas por las especies de la familia Inocybaceae. Otra posible explicación sería que las especies estudiadas en este trabajo son resistentes a la concentración de algunos compuestos salinos, como el amonio, sulfatos o nitratos, que repercuten en el desarrollo de otras especies (Friedman, 2005; USDA, 2021; Zhang et al., 2013). Cualquiera de estas dos explicaciones requiere ser probada en el futuro mediante experimentación, la única certeza es que el disturbio incrementó el efecto positivo que tiene la conductividad eléctrica en la riqueza de especies.

Por el contrario, el pH había tenido un efecto positivo en la riqueza de especies, pero su interacción con el disturbio tiene un efecto negativo. Esto quiere decir que, en los sitios con mayor disturbio, el incremento en el pH reduce la diversidad de especies registradas. Desafortunadamente, es muy difícil saber las causas de este patrón detectado con los datos disponibles, pues el pH del suelo depende y puede ser modificado por una gran cantidad de compuesto presentes en él. Sin embargo, se sabe que las especies de HECM, por lo general prefieren suelos de moderadamente ácidos a ácidos y que su crecimiento es afectado por

condiciones alcalinas (Zhang et al., 2013). Si bien, es posible que la reducción en riqueza de especies se deba a la disminución en la producción de esporomas más que a la desaparición de las especies como tal, también es posible que la combinación de un ambiente menos ácido y un incremento en la concentración de iones perjudiciales para el crecimiento de las especies estudiadas puedan ser la causa de este fenómeno. En un futuro, sería necesario investigar lo que ocurre con la diversidad de estos hongos ectomicorrizógenos debajo del suelo y la concentración de distintos iones que puedan afectar su desarrollo.

En las últimas décadas, se han registrado cambios importantes en la diversidad y fenología de los macromicetos (Boddy, 2015; Dighton, 1994; Goldmann et al., 2015; Lu et al., 2008; Tóth y Barta, 2010). Algunos de estos cambios incluyen la modificación de la fenología de los hongos, produciendo esporomas de forma adelantada en comparación a décadas previas, cambios en la composición o estructura de las comunidades de hongos y el declive en la producción de esporomas en distintos grupos taxonómicos (Boddy, 2015; Laganà et al., 2002; Tedersoo et al., 2014; Tóth y Barta, 2010; van der Linde et al., 2012). En particular, los hongos ectomicorrizógenos parecen responder rápidamente a los efectos de disturbio, sobre todo a los relacionados con la deposición de nitrógeno y fósforo (Lilleskov et al., 2011; Peter et al., 2001), la tala y deshierbe (Mayer et al., 2022; Tomao et al., 2017) así como a los incendios (Taudière et al., 2017). A pesar de esto, aún estamos lejos de comprender las consecuencias de estos cambios en la composición de los ecosistemas o en su funcionamiento, pero podría esperarse una modificación de los ciclos de carbono y nitrógeno, alteración de la comunidad microbiana y la disrupción de la interacción micorrízica, con consecuencias potencialmente peligrosas para los ecosistemas que conocemos actualmente (Ágreda et al., 2016). Es por ello, que la evaluación y monitoreo de los procesos que ocurren en los ecosistemas es importante, pues puede dar indicios del estado de salud del ecosistema y aportar información acerca de procesos que normalmente pasan desapercibidos a pesar de su gran importancia.

La respuesta que tuvo la abundancia de esporomas y la riqueza de especies a las diferentes variables medidas y al disturbio sugieren que las especies de la familia Inocybaceae, o al menos un grupo de ellas, están respondiendo positivamente a las condiciones del bosque de *Abies religiosa* de la CRM y presentarían un desempeño favorable en comparación con otros grupos de HECM, lo que podría explicar la alta dominancia de este taxón en comparación con el resto de hongos en este bosque (Silva Taylor, 2019; Tovar Bustamante, 2017). La evidencia también sugiere que la familia Inocybaceae tiende a un comportamiento nitrofilico, ya que el hecho de que el nitrógeno no sea un recurso limitante no afecta la producción de esporomas de estas especies (Vázquez Santos 2019), por lo que podría considerarse un grupo indicador de alta deposición de este elemento o escasez de fósforo, así como del disturbio. Esta evidencia requiere ser reforzada con más investigación experimental que considere la respuesta de las especies de Inocybaceae, tanto de manera epigea como hipogea, a niveles de nitrógeno contrastantes, y evaluando la actividad enzimática de las especies para aprovechar estos nutrientes.

Los resultados coinciden con estudios previos que sugieren que la alta sensibilidad de los macromicetos a las condiciones del sitio en el que se desarrollan puede ser utilizada para evaluar el estado de conservación de un bosque o detectar especies indicadoras. En este caso, el disturbio se distribuye de manera heterogénea en el bosque, por lo que no fue posible

identificar de manera tajante un gradiente de disturbio a nivel de sitio, si no que existen cuadros con diferentes intensidades de disturbio dentro de un mismo sitio. De igual manera, la distribución, abundancia y riqueza de especies no respondió de manera homogénea en todos los sitios, con especies que mostraron una clara preferencia por las condiciones de los distintos sitios e incluso especies únicas para los diferentes cuadros muestreados. La evidencia generada en este trabajo indica que la familia Inocybaceae responde de diferentes maneras a las condiciones ambientales, edáficas, de sitio y de disturbio del bosque, dependiendo de la especie, pero pudieron identificarse especies que parecen tener preferencia por las diferentes condiciones presentes en el bosque, incluida la perturbación. Además, pudo identificarse un grupo de 8 especies que se distribuyen en los 3 sitios, las cuales podrían ser importantes para mantener la resiliencia del ecosistema y como especies indicadoras a variaciones en las condiciones de todo el bosque.

CONCLUSIÓN

En este trabajo se logró la identificación de 33 taxa pertenecientes a la familia Inocybaceae presentes en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM. Esto no sólo representa un incremento en el conocimiento de la diversidad de especies presentes en el sitio de estudio, también trasciende que el monitoreo de la incidencia y abundancia de esporomas de estas especies en sitios con condiciones contrastantes permitió determinar que los hongos de la familia Inocybaceae responden a cambios en el ambiente. Esto permitió identificar patrones en la distribución y riqueza de especies, así como de la abundancia de esporomas relacionados con las variables ambientales, de sitio, edáficas y el disturbio. Por tanto, el presente trabajo representa un avance en el entendimiento de los posibles efectos que tienen el ambiente y la presión antrópica en los bosques que circundan a la Ciudad de México sobre las comunidades de hongos ectomicorrizógenos.

En este caso, la evidencia apunta a que el gradiente de elevación, las propiedades del suelo y el disturbio determinan de manera importante la distribución y producción de esporomas del grupo taxonómico estudiado. Por tanto, los resultados soportan la hipótesis planteada de que el aumento en la perturbación modifica la distribución, la riqueza y la producción de esporomas de las especies de la familia Inocybaceae. Si bien, el disturbio sólo afectó de manera significativa la riqueza de especies detectada en cada cuadro, su interacción con otras variables ambientales y edáficas sí tuvo un efecto significativo tanto en la riqueza de especies como en la abundancia de esporomas.

Desafortunadamente, los resultados de este trabajo no permitieron identificar de manera tajante especies indicadoras de condiciones ambientales, edáficas o de disturbio. Sin embargo, pudieron identificarse tendencias en la preferencia de las especies por ciertas condiciones como el disturbio, la elevación o la fertilidad del suelo. Queda demostrado que el estudio de los patrones fenológicos y de la diversidad de HECM puede dar información importante acerca de las condiciones bajo las cuales estas especies producen esporomas, las cuales podrían reflejar condiciones del bosque. Es por ello que resulta importante mantener un monitoreo regular de los atributos de las comunidades de hongos en los bosques, en especial de aquellos que se encuentran en zonas con gran presión antrópica. En contraste, las 8 especies encontradas en todos los sitios podrían ser importantes por el papel que juegan en mantener la función y resiliencia del bosque, además de que los cambios en su producción de esporomas podrían reflejar cambios ambientales reales.

Finalmente, los resultados generados en este trabajo plantean aún más dudas que quedan por resolver. Específicamente, en el futuro tendría que ponerse énfasis en describir y entender cómo son los patrones de diversidad subterránea y colonización de raíces por parte de las especies ectomicorrizógenas, en particular las de la familia Inocybaceae; probar el efecto directo del fósforo en la distribución y desarrollo de las especies de la familia Inocybaceae y su posible capacidad de adaptarse a condiciones de alta deposición de nitrógeno, así como identificar las especies dentro de esta familia que responden de manera más contundente a estos cambios en su ambiente. Todas estas dudas quedan pendientes para investigaciones a futuro. Mientras tanto, queda claro que el potencial de las especies ectomicorrizógenas como fuente de información y solución de problemas ambientales, como potencial inóculo resistente a condiciones adversas para plántulas destinadas a la reforestación, que enfrentamos en este siglo es enorme.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agerer, R. (2001). Exploration types of ectomycorrhizae: a proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. *Mycorrhiza*, 11, 107–114.
- Ágreda, T., Águeda, B., Fernández-toirán, M., Vicente-serrano, S. M., y Òlano, J. M. (2016). Agricultural and Forest Meteorology Long-term monitoring reveals a highly structured interspecific variability in climatic control of sporocarp production. *Agricultural and Forest Meteorology*, 223, 39–47. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.03.015>
- Albuquerque, U. P., Santos Goncalves, P. H., Júnior Ferreira, W. S., Silva Chavez, L., da Silva Oliveira, C. R., Lima da Silva, T. L., dos Santos, G. C., y de Lima Araújo, E. (2017). Humans as niche constructors: Revisiting the concept of chronic anthropogenic disturbances in ecology. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.08.006>
- Alday, J. G., Martínez de Aragón, J., De-Miguel, S., y Bonet, J. A. (2017). Mushroom biomass and diversity are driven by different spatio-temporal scales along Mediterranean elevation gradients. *Scientific Reports*, 7, 45824. <https://doi.org/10.1038/srep45824>
- Andrew, C., Heegaard, E., Havorsen, R., Martinez-Peña, F., Egli, S., Kirk, P. M., Brässer, C., Büntgen, U., Aldea, J., Høiland, K., Boddy, L., y Kauserud, H. (2016). Climate impacts on fungal community and trait dynamics. *Fungal Ecology*, 22, 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.03.005>
- Arnolds, E. (1991). Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 35(2–3), 209–244. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(91\)90052-Y](https://doi.org/10.1016/0167-8809(91)90052-Y)
- Azul, A. M., Castro, P., Sousa, P., y Freitas, H. (2009). Diversity and fruiting patterns of ectomycorrhizal and saprobic fungi as indicators of land-use severity in managed woodlands dominated by *Quercus suber* — a case study from southern Portugal. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 2404–2417. <https://doi.org/10.1139/X09-148>
- Azul, A. M., Mendes, S. M., Sousa, J. P., y Freitas, H. (2011). Fungal fruitbodies and soil macrofauna as indicators of land use practices on soil biodiversity in Montado. *Agroforest Syst*, 82, 121–138. <https://doi.org/10.1007/s10457-010-9359-y>
- Barton, K. (2020). *MuMIn: Multi-Model Inference*. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Baum, C., y Makeschin, F. (2000). Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on mycorrhizal formation of two poplar clones (*Populus trichocarpa* and *P. tremula*

- x tremuloides). *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 163(5), 491–497. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200010\)163:5<491::aid-jpln491>3.3.co;2-v](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200010)163:5<491::aid-jpln491>3.3.co;2-v)
- Boddy, L. (2015). Fungi, Ecosystems, and Global Change. In *The Fungi: Third Edition* (Third Edit). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-382034-1.00011-6>
- Boddy, L., Büntgen, U., Egli, S., Gange, A. C., Heegaard, E., Kirk, P. M., Mohammad, A., y Kauserud, H. (2014). Climate variation effects on fungal fruiting. *Fungal Ecology*, 10, 20–33. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2013.10.006>
- Bonet, J. A., Fischer, C. R., y Colinas, C. (2004). The relationship between forest age and aspect on the production of sporocarps of ectomycorrhizal fungi in *Pinus sylvestris* forests of the central Pyrenees. *Forest Ecology and Management*, 203(1–3), 157–175. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.063>
- Bonet, J. A., Pukkala, T., Fischer, C. R., Palahí, M., Martínez De Aragón, J., y Colinas, C. (2008). Empirical models for predicting the production of wild mushrooms in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests in the Central Pyrenees. *Ann. For. Sci*, 65, 206. <https://doi.org/10.1051/forest:2007089>
- Bonilla-Valencia, L., Espinosa-García, F. J., González, E. J., Lindig-Cisneros, R., Martínez-Orea, Y., Vega-Peña, E. V., y Castillo-Argüero, S. (2020). Functional indicators to explain the anthropic effects on community plant composition changes: The case of a temperate forest in Mexico. *Ecological Indicators*, 116(May), 106515. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106515>
- Brooks, M. E, Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A, Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Maechler, M. y Bolker, B. M. (2017). glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378-400.
- Brunner, I. (2001). Ectomycorrhizas: Their role in forest ecosystems under the impact of acidifying pollutants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 4(1), 13–27. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00012>
- Büntgen, U., Kauserud, H., y Egli, S. (2012). Linking climate variability to mushroom productivity and phenology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(1), 14–19. <https://doi.org/10.1890/110064>
- Burrola-Aguilar, C., Garibay-Orijel, R., y Argüelles-Moyao, A. (2013). *Abies religiosa* forests harbor the highest species density and sporocarp productivity of wild edible mushrooms among five different vegetation types in a neotropical temperate forest region. *Agroforestry Systems*, 87(5), 1101–1115. <https://doi.org/10.1007/s10457-013-9623-z>
- Carrino-Kyker, S. R., Kluber, L. A., Petersen, S. M., Coyle, K. P., Hewins, C. R., Deforest, J.

- L., Smemo, K. A., y Burke, D. J. (2016). Mycorrhizal fungal communities respond to experimental elevation of soil pH and P availability. *FEMS Microbiology Ecology*, 92(February), 1–19. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw024>
- Cenci, R., L. Cocchi, O. Petrini, F. Sena, C. Siniscalco, y Vescovi, L. 2011. *Chemical elements in Ascomycetes and Basidiomycetes: The reference mushrooms as instruments for investigating bioindication and biodiversity*. European Commission. Italia. pp. 35-45.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro*. Conabio-Instituto de Biología, UNAM-Agrupación Sierra Madre, México.
- Charney, N and Sydne Record (2012). vegetarian: Jost Diversity Measures for Community Data. R package version 1.2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegetarian>
- Craig, A. J., Woods, S., y Hoeksema, J. D. (2016). Influences of host plant identity and disturbance on spatial structure and community composition of ectomycorrhizal fungi in a northern Mississippi uplands ecosystem. *Fungal Ecology*, 24, 7–14. <https://doi.org/10.1016/J.FUNECO.2016.08.007>
- Cripps, C. L., Larsson, E., y Horak, E. (2010). Subgenus Mallocybe in the Rocky Mountain alpine zone with molecular reference to european artic-alpine matherial. *Noth American Fungi*, 5(5), 97–126. <https://doi.org/10.2509/naf2010.005.0057>
- Cross, A. F., y Schlesinger, W. H. (1995). A literature review and evaluation of the Hedley fractionation: Applications to the biogeochemical cycle of soil phosphorus in natural ecosystems. *Geoderma*, 64(3–4), 197–214. [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(94\)00023-4](https://doi.org/10.1016/0016-7061(94)00023-4)
- Dahlberg, A., Genney, D. R., y Heilmann-Clausen, J. (2010). Developing a comprehensive strategy for fungal conservation in Europe: current status and future needs. *Fungal Ecology*, 3(2), 50–64. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2009.10.004>
- de-Miguel, S., Bonet, J. A., Pukkala, T., y Martínez de Aragón, J. (2014). Impact of forest management intensity on landscape-level mushroom productivity: A regional model-based scenario analysis. *Forest Ecology and Management*, 330, 218–227. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.014>
- Delgadillo-Duran E. 2011. *Productividad primaria neta de los bosques templados de la cuenca del río Magdalena*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 91 pp.

- Delgado Durán, M. del R. (2004). *Los hongos ectomicorrizógenos como herramienta para la recuperación de la cubierta forestal en ecosistemas perturbados*. Tesis de maestría. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. 117 pp.
- Delignette-Muller, M. L. y Dutang, C. (2015). fitdistrplus: An R Package for Fitting Distributions. *Journal of Statistical Software*, 64(4), 1-34. URL <http://www.jstatsoft.org/v64/i04/>.
- Dighton, J. (1994). Nutrient cycling in different terrestrial ecosystems in relation to fungi. *Canadian Journal of Botany*, 73(S1), 1349–1360. <https://doi.org/10.1139/b95-397>
- Dobler Morales, C. 2010. *Caracterización del clima y su relación con la distribución de la vegetación en el sureste del D.F., México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 55 pp.
- Dobor, L., Hlásny, T., Rammer, W., Barka, I., Trombik, J., Pavlenda, P., Seben, V., Stepánek, P., y Seidl, R. (2018). Post-disturbance recovery of forest carbon in a temperate forest landscape under climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 263, 308–322. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.08.028>
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., ... y Lautenbach, S. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27-46.
- Egli, S., Peter, M., Buser, C., Stahel, W., y Ayer, F. (2006). Mushroom picking does not impair future harvests – results of a long-term study in Switzerland. *Biological Conservation*, 129(2), 271–276. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.10.042>
- Feest, A. (2009). *The biodiversity quality of forest macrofungi and forest management*. <https://doi.org/10.1108/14777830910922424>
- Fernandez, C. W., y Kennedy, P. G. (2016). Revisiting the “Gadgil effect”: Do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils? *New Phytologist*, 209(4), 1382–1394. <https://doi.org/10.1111/nph.13648>
- Ferris, R., Peace, A. y Newton, A. 2000. Marcofungal communities of lowland Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten.) plantations in England: relationships with site factors and stand structure. *Ecol. Manage.* 131: 255–267
- Frazer, G.W., Canham, C.D., and Lertzman, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.

- Friedman, S. P. (2005). Soil properties influencing apparent electrical conductivity: a review. *Computers and Electronics in Agriculture*, 46(1–3), 45–70. <https://doi.org/10.1016/J.COMPAG.2004.11.001>
- Galicia, L., Gómez-Mendoza, L., y Magaña, V. (2015). Climate change impacts and adaptation strategies in temperate forests in Central Mexico: a participatory approach. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 20(1), 21–42. <https://doi.org/10.1007/s11027-013-9477-8>
- Galicia, L., y Zarco-Arista, A. E. (2014). Multiple ecosystem services, possible trade-offs and synergies in a temperate forest ecosystem in Mexico: A review. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services and Management*, 10(4), 275–288. <https://doi.org/10.1080/21513732.2014.973907>
- Gehring, C. A., y Whitham, T. G. (1994). Interactions between aboveground herbivores and the mycorrhizal mutualists of plants. *Trends in Ecology y Evolution*, 9(7), 251–255. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90290-9](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90290-9)
- Gelman, A. y Su, Y. S. (2020). arm: Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models. R package version 1.11-2. <https://CRAN.R-project.org/package=arm>
- Goldmann, K., Schöning, I., Buscot, F., y Wubet, T. (2015). Forest management type influences diversity and community composition of soil fungi across temperate forest ecosystems. *Frontiers in Microbiology*, 6(NOV), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01300>
- Gómez-Hernández, M., Williams-Linera, G., Guevara, R., y Lodge, • D Jean. (2012). Patterns of macromycete community assemblage along an elevation gradient: options for fungal gradient and metacommunity analyses. *Biodivers Conserv*, 21, 2247–2268. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0180-3>
- Gómez-Reyes, V. M., Gómez-Peralta, M. y Arsenio-Terrón, A. 2011. Efecto de las variables ambientales sobre la biomasa de macromicetos ectomicorrízicos. *Biológicas* 13(1): 70-76.
- Guzmán-Ramírez, D. A. (2016). *Comunidad de Macromicetos xilosaprobios en el bosque de Abies religiosa en la cuenca del río Magdalena, D.F., México*. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, 103 p. <http://132.248.9.195/ptd2016/junio/0746398/Index.html>
- Halbwachs, H., Forest, B., y Park, N. (2018). *Windows of opportunity: fruiting phenology and size of mushrooms. July*. <https://doi.org/10.5943/cream/8/4/4>
- Halme, P., Heilmann-Clausen, J., Rämä, T., Kosonen, T., y Kunttu, P. (2012). Monitoring fungal biodiversity – towards an integrated approach. *Fungal Ecology*, 5(6), 750–758. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2012.05.005>

- Hartig, F. (2021). *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models*. R package version 0.4.3. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- Högberg, P., Nordgren, A., Buchmann, N., Taylor, A. F. S., Ekblad, A., Högberg, M. N., Nyberg, G., Ottosson-Löfvenius, M., y Read, D. J. (2001). Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411(6839), 789–792. <https://doi.org/10.1038/35081058>
- Horak, E., Matheny, P. B., Desjardin, D. E., y Soyong, K. (2015). The genus *Inocybe* (Inocybaceae, Agaricales, Basidiomycota) in Thailand and Malaysia. *Phytotaxa*, 230(3), 201. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.230.3.1>
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., y Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2020). *iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity*. R package version 2.0.20, http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- Jarvis, S. G., Woodward, S., y Taylor, A. F. S. (2015). Strong altitudinal partitioning in the distributions of ectomycorrhizal fungi along a short (300 m) elevation gradient. *New Phytologist*, 206, 1145–1155. <https://doi.org/10.1111/nph.13315>
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427–2439. <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>
- Jujnovsky Orlandini, J., y Almeida Leñero, L. (2018). Medio social. In L. Almeida Leñero, J. Carmona Jimenez, y E. A. Cantoral Uriza (Eds.), *Historia natural y cultural de la cuenca del Río Magdalena, Ciudad de México, México* (1st ed., pp. 42–55). Facultad de Ciencias UNAM.
- Kausserud, H., Stige, L. C., Vik, J. O., Okland, R. H., Hoiland, K., y Stenseth, N. C. (2008). Mushroom fruiting and climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709037105>
- Keller, T., y Håkansson, I. (2010). Estimation of reference bulk density from soil particle size distribution and soil organic matter content. *Geoderma*, 154(3-4), 398-406.
- Kranabetter, J. M., Haeussler, S., y Wood, C. (2017). Vulnerability of boreal indicators (ground-dwelling beetles, understory plants and ectomycorrhizal fungi) to severe forest soil disturbance. *Forest Ecology and Management*, 402, 213–222. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2017.07.008>
- Kües, U., y Liu, K. (2000). Fruit body production in basidiomycetes. *App. Microbiol*

Biotechnol, 54, 141–152.

- Kuyper, T. W. (1986). *A revision of the genus Inocybe in Europe: I. Subgenus Inosperma and the smooth-spored species of the subgenus Inocybe*. Rijksherbarium Leiden.
- Laganà, A., Angiolini, C., Loppi, S., Salerni, E., Perini, C., Barluzzi, C., y De Dominicis, V. (2002). Periodicity, fluctuations and successions of macrofungi in fir forests (*Abies alba* Miller) in Tuscany Italy. *Forest Ecology and Management*, 169, 187–202.
- Lilleskov, E. A., Hobbie, E. A., y Horton, T. R. (2011). Conservation of ectomycorrhizal fungi: Exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fungal Ecology*, 4(2), 174–183. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2010.09.008>
- Lu, X. K., Mo, J. M., y Dong, S. F. (2008). Effects of nitrogen deposition on forest biodiversity: A review. *Shengtai Xuebao/ Acta Ecologica Sinica*, 28(11), 5532–5548. [https://doi.org/10.1016/s1872-2032\(09\)60012-3](https://doi.org/10.1016/s1872-2032(09)60012-3)
- Manachère, G. (1980). Conditions essential for controlled fruiting of macromycetes - a review. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 75(2), 255–270.
- Martorell, C., Peters, E.M. (2005). The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biol. Conserv.* 124 (2), 199–207.
- Matheny, P. B. (2005). Improving phylogenetic inference of mushrooms with RPB1 and RPB2 nucleotide sequences (*Inocybe*; Agaricales). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35(1), 1–20. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.11.014>
- Matheny, P. B. (2009). A Phylogenetic Classification of the *Inocybaceae*. *Mcllvainea*, 18(1), 11–21.
- Matheny, P. B., Hobbs, A. M., y Esteve-Raventós, F. (2020). Genera of *Inocybaceae*: New skin for the old ceremony. *Mycologia*, 112(1), 83–120. <https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1668906>
- Matheny, P. B. (2018). *Key to Species of Inocybe from eastern North America – v05* <https://vlshomes.com/homes/limyco/>
- Matheny, P. B., y Swenie, R. A. (2018). The *Inocybe geophylla* group in north america: A revision of the lilac species surrounding i. lilacina. *Mycologia*, 110(3), 618–634. <https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1469880>
- Mayer, M., Rosinger, C., Gorfer, M., Berger, H., Deltedesco, E., Bässler, C., Müller, J., Seifert, L., Rewald, B., y Godbold, D. L. (2022). Surviving trees and deadwood moderate changes in soil fungal communities and associated functioning after

- natural forest disturbance and salvage logging. *Soil Biology and Biochemistry*, 166, 108558. <https://doi.org/10.1016/j.SOILBIO.2022.108558>
- Mazari M.M. 2000. *Dualidad Población-Agua: Inicio del Tercer Milenio*. El Colegio Nacional. México D.F.
- McCune, B y Mefford, M. J. (2018). *PC-ORD Multivariate analysis of ecological data. v. 7.07*. Wild Blueberry Media LLC.
- Miyamoto, Y., Nakano, T., Hattori, M., y Nara, K. (2014). The mid-domain effect in ectomycorrhizal fungi: Range overlap along an elevation gradient on Mount Fuji, Japan. *ISME Journal*, 8(8), 1739–1746. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.34>
- Moore, D., Gange, A. C., Gange, E. G., y Boddy, L. (2008). Fruit bodies: Their production and development in relation to environment. In L. Boddy, J. C. Frankland, y P. van West (Eds.), *Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes* (Vol. 28, Issue C, pp. 79–103). British Mycological Society Symposia Series. [https://doi.org/10.1016/S0275-0287\(08\)80007-0](https://doi.org/10.1016/S0275-0287(08)80007-0)
- Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad* (1st ed.). Manuales y Tesis SEA.
- Morris, M. H., Smith, M. E., Rizzo, D. M., Rejmánek, M., y Bledsoe, C. S. (2008). Contrasting ectomycorrhizal fungal communities on the roots of co-occurring oaks (*Quercus* spp.) in a California woodland. *New Phytologist*, 178, 167–176. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02348.x>
- Newbound, M., McCarthy, M., y Lebel, T. (2010). Phenology of epigeous macrofungi found in red gum woodlands. *Fungal Biol*, 114(2–3), 171–178. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2009.12.001>
- Newman, E. A. (2019). Disturbance Ecology in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7(May). <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00147>
- Nishida, F. H. (1989). Key to the species of *Inocybe* in California. *Mycotaxon*, 34(1), 181-196.
- Oksanen, J., F. Guillaume Blanchet, Michael Friendly, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Dan McGlenn, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin, L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens, Eduard Szoecs and Helene Wagner (2019). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-4. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Ontiveros A. 1980. *Análisis físico y algunos aspectos socioeconómicos de la cuenca del río Magdalena*. Tesis licenciatura en Geografía, Facultad de Filosofía y Letras. UNAM. México

- Osemwegie, O. O. y Okhuoya, J. A. 2011. Diversity and abundance of macrofungi in rubber agroforests in southwestern Nigeria. *Nordic Journal of Botany* 29(1): 119-128.
- Pérez-López, R. I., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Pérez-Moreno, J., y Toledo-Aceves, T. (2021). Forest management effects on the ectomycorrhizal macromycete community in tropical montane forests in Mexico. *Forest Ecology and Management*, 501, 119670. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2021.119670>
- Peter, M., Ayer, F., y Egli, S. (2001). Nitrogen addition in a Norway spruce stand altered macromycete sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition. *New Phytologist*, 149, 311–325.
- Pinna, S., Gévry, M. F., Côté, M., y Sirois, L. (2010). Factors influencing fructification phenology of edible mushrooms in a boreal mixed forest of Eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 260(3), 294–301. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.04.024>
- Prasad, R., Bhola, D., Akdi, K., Cruz, C., Sairam, K.V.S.S., Tuteja, N. y Varma, A. (2017). Introduction to mycorrhiza: historical development. En: Varma, A., Prasad, R., Tuteja, N. (eds.). *Mycorrhiza-function, diversity, state of the art*. Springer, Cham. Cap. pp. 1-7. ISBN: 978-3-319-53064-2
- Rapport, D. J., y Whitford, W. G. (1999). How ecosystems respond to stress: Common properties of arid and aquatic systems. *BioScience*, 49(3), 193–203. <https://doi.org/10.2307/1313509>
- Read, D. J., y Perez-Moreno, J. (2002). Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems- a journey towards relevance? *New Phytologist*, 157, 475–492. www.newphytologist.com
- Reverchon, F., Ortega-Larrocea, M. del P., y Pérez-Moreno, J. (2012). Soil factors influencing ectomycorrhizal sporome distribution in neotropical forests dominated by *Pinus montezumae*, Mexico. *Mycoscience*, 53(3), 203–210. <https://doi.org/10.1007/s10267-011-0136-1>
- R Core Team (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- R Core Team (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reynolds, S. G. (1970). The gravimetric method of soil moisture determination Part IA study of equipment, and methodological problems. *Journal of Hydrology*, 11(3), 258-273. INEGI

- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México, D.F. ISBN: 978-968-18-0002-4
- Rincón, A., Santamaría-Pérez, B., Rabasa, S. G., Coince, A., Marçais, B., y Buée, M. (2015). *Compartmentalized and contrasted response of ectomycorrhizal and soil fungal communities of Scots pine forests along elevation gradients in France and Spain*. 17(8), 3009–3024. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12894>
- Roberts, C., Ceska, O., Kroeger, P., y Kendrick, B. (2004). Macrofungi from six habitats over five years in Clayoquot Sound, Vancouver Island. *Canadian Journal of Botany*, 82(10), 1518–1538. <https://doi.org/10.1139/b04-114>
- Ryberg, M. (2009). *An evolutionary view of the taxonomy and ecology of Inocybe (Agaricales)*. april.
- Ryberg, M., Larsson, E., y Jacobsson, S. (2010). An evolutionary perspective on morphological and ecological characters in the mushroom family Inocybaceae (Agaricomycotina, Fungi). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55(2), 431–442. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.02.011>
- Sakamoto, Y. (2018). Influences of environmental factors on fruiting body induction, development and maturation in mushroom-forming fungi. *Fungal Biology Reviews*, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2018.02.003>
- Salo, K., y Kouki, J. (2018). Severity of forest wildfire had a major influence on early successional ectomycorrhizal macrofungi assemblages, including edible mushrooms. *Forest Ecology and Management*, 415–416, 70–84. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2017.12.044>
- Santos Gonçalves, P. H., Gonçalves Souza, T., y Albuquerque, U. P. (2020). Chronic anthropogenic disturbances in ecology : a bibliometric approach. *Scientometrics*, 123, 1103–1117. <https://doi.org/10.1007/s11192-020-03403-x>
- Santibañez-Andrade, G. 2009. *Composición y estructura del bosque de Abies religiosa en función de la heterogeneidad ambiental y determinación de su grado de conservación en la cuenca del río Magdalena, México, D.F.* Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 134 pp.
- Sharma, R. (2017). Ectomycorrhizal mushrooms: their diversity, ecology and practical applications. En: Varma, A., Prasad, R., Tuteja, N. (eds.). *Mycorrhiza-function, diversity, state of the art*. Pp. 99-131. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-53064-2_7
- Symonds, M. R., y Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 13-21.

- Silva Taylor, C. (2019). *Monitoreo de la diversidad de macromicetos en un bosque templado de la Ciudad de México, México*. UNAM.
- Taudière, A., Richard, F., y Carcaillet, C. (2017). Review on fire effects on ectomycorrhizal symbiosis, an unachieved work for a scalding topic. *Forest Ecology and Management*, 391, 446–457. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2017.02.043>
- Tedersoo, L., Bahram, M., Põlme, S., Yorou, N. S., Wijesundera, R., Ruiz, L. V., Vasco-Palacios, A. M., Thu, P. Q., Suija, A., Smith, M. E., Sharp, C., Saluveer, E., Saitta, A., Rosas, M., Riit, T., Ratkowsky, D., Pritsch, K., Põldmaa, K., Piepenbring, M., ... Abarenkov, K. (2014). Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 346(6213). <https://doi.org/10.1126/science.1256688> 10.1126/science.aaa1185
- Ter Braak, C. J., y Verdonschot, P. F. (1995). Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic sciences*, 57(3), 255-289.
- Tervonen, K., Oldén, A., y Halme, P. (2019). Ectomycorrhizal fungi in wood-pastures: Communities are determined by trees and soil properties, not by grazing. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 269, 13–21. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2018.09.015>
- Thom, D., Rammer, W., Dirnböck, T., Müller, J., Kobler, J., Katzensteiner, K., Helm, N., y Seidl, R. (2017). The impacts of climate change and disturbance on spatio-temporal trajectories of biodiversity in a temperate forest landscape. *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 28–38. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12644>
- Toledo, C. V, Barroetaveña, V., y Rajchenberg, M. (2014). Fenología y variables ambientales asociadas a la fructificación de hongos silvestres comestibles de los bosques andino-patagónicos en Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 1093–1103. <https://doi.org/10.7550/rmb.40010>
- Tomao, A., Antonio Bonet, J., Castaño, C., y de-Miguel, S. (2020). How does forest management affect fungal diversity and community composition? Current knowledge and future perspectives for the conservation of forest fungi. *Forest Ecology and Management*, 457(November 2019), 117678. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117678>
- Tomao, A., Antonio, J., Martínez de Aragón, J., y de-Miguel, S. (2017). Is silviculture able to enhance wild forest mushroom resources? Current knowledge and future perspectives. *Forest Ecology and Management*, 402(April), 102–114. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.039>
- Tóth, B. B., y Barta, Z. (2010). Ecological studies of ectomycorrhizal fungi: an analysis of survey methods. *Fungal Diversity*, 45(1), 3–19. <https://doi.org/10.1007/s13225-010-0052-2>

- Tovar Bustamante, Ernesto Gustavo. (2017). *Estructura y composición de la comunidad de macromicetos de la cuenca del río Magdalena, Cd. Mx.* Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. 61 pp.
- Trappe, M. J., Cromack, K., Trappe, J. M., Wilson, J., Rasmussen, M. C., Castellano, M. A., y Miller, S. L. (2009). Relationships of current and past anthropogenic disturbance to mycorrhizal sporocarp fruiting patterns at Crater Lake National Park, Oregon. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(9), 1662–1676. <https://doi.org/10.1139/X09-073>
- Turner, M. G., Collins, S. L., Lugo, A. L., Magnuson, J. J., Rupp, T. S., y Swanson, F. J. (2003). Disturbance Dynamics and Ecological Response: The Contribution of Long-Term Ecological Research. *BioScience*, 53(1), 46. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0046:ddaert\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0046:ddaert]2.0.co;2)
- Turner, M. G. (2010). Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 91(10), 2833–2849.
- USDA. (2021). *Soil electrical conductivity*. Recuperado el 11/09/2021 de https://www.nrcs.usda.gov/Internet/FSE_DOCUMENTS/nrcs142p2_053280.pdf
- Vázquez Santos, Yasmín. (2019). *Efecto de la concentración de fósforo en la asociación micorrícica arbuscular y el crecimiento de Acaena elongata L. (Rosaceae), en un bosque templado de la Cd. Mx., México.* Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. 96 pp
- van der Linde, S., Holden, E., Parkin, P. I., Alexander, I. J., y Anderson, I. C. (2012). Now you see it, now you don't: The challenge of detecting, monitoring and conserving ectomycorrhizal fungi. *Fungal Ecology*, 5(5), 633–640. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2012.04.002>
- Vega, E., y Peters, E. (2003). Conceptos generales sobre el disturbio y sus efectos en los ecosistemas. In Ó. Sánchez, E. Vega, E. Peters, y O. Monroy-Vilchis (Eds.), *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México* (1st ed., pp. 137–152). Instituto Nacional de Ecología.
- Voitk, A., y Matheny, B. (2017). White and lilac Inocybe II. *Omphalina*, 3(3), 20–23.
- Wang, X., Agathokleous, E., Qu, L., Fujita, S., Watanabe, M., Tamai, Y., Mao, Q., Koyama, A., y Koike, T. (2018). Effects of simulated nitrogen deposition on ectomycorrhizae community structure in hybrid larch and its parents grown in volcanic ash soil: The role of phosphorous. *Science of the Total Environment*, 618, 905–915. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.283>
- Warnes, G., Ben Bolker, Lodewijk Bonebakker, Robert Gentleman, Wolfgang Huber, Andy Liaw, Thomas Lumley, Martin Maechler, Arni Magnusson, Steffen Moeller,

Marc Schwartz and Bill Venables (2019). gplots: Various R Programming Tools for Plotting Data. R package version 3.0.1.1. <https://CRAN.R-project.org/package=gplots>

Webster, J., y Weber, R. (2007). *Introduction to fungi*. Cambridge University Press. ISBN: 9780521014830

White, P. S., y Pickett, S. T. A. (1985). Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. In *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (pp. 3–13). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-554520-4.50006-X>

Zhang, J., Taniguchi, T., Tateno, R., Xu, M., Du, S., Liu, G.-B., y Yamanaka, N. (2013). Ectomycorrhizal fungal communities of *Quercus liaotungensis* along local slopes in the temperate oak forests on the Loess Plateau, China. *Ecol Res*, 28. <https://doi.org/10.1007/s11284-012-1017-6>

Zotti, M., Persiani, A. M., Ambrosio, E., Vizzini, A., Venturella, G., Donnini, D., Angelini, P., Di Piazza, S., Pavarino, M., Lunghini, D., Venanzoni, R., Polemis, E., Granito, V. M., Maggi, O., Gargano, M. L., Zervakis, G. I., y Piazza, S. Di. (2013). Macrofungi as ecosystem resources: Conservation versus exploitation. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, 147(1), 219–225. <https://doi.org/10.1080/11263504.2012.753133>

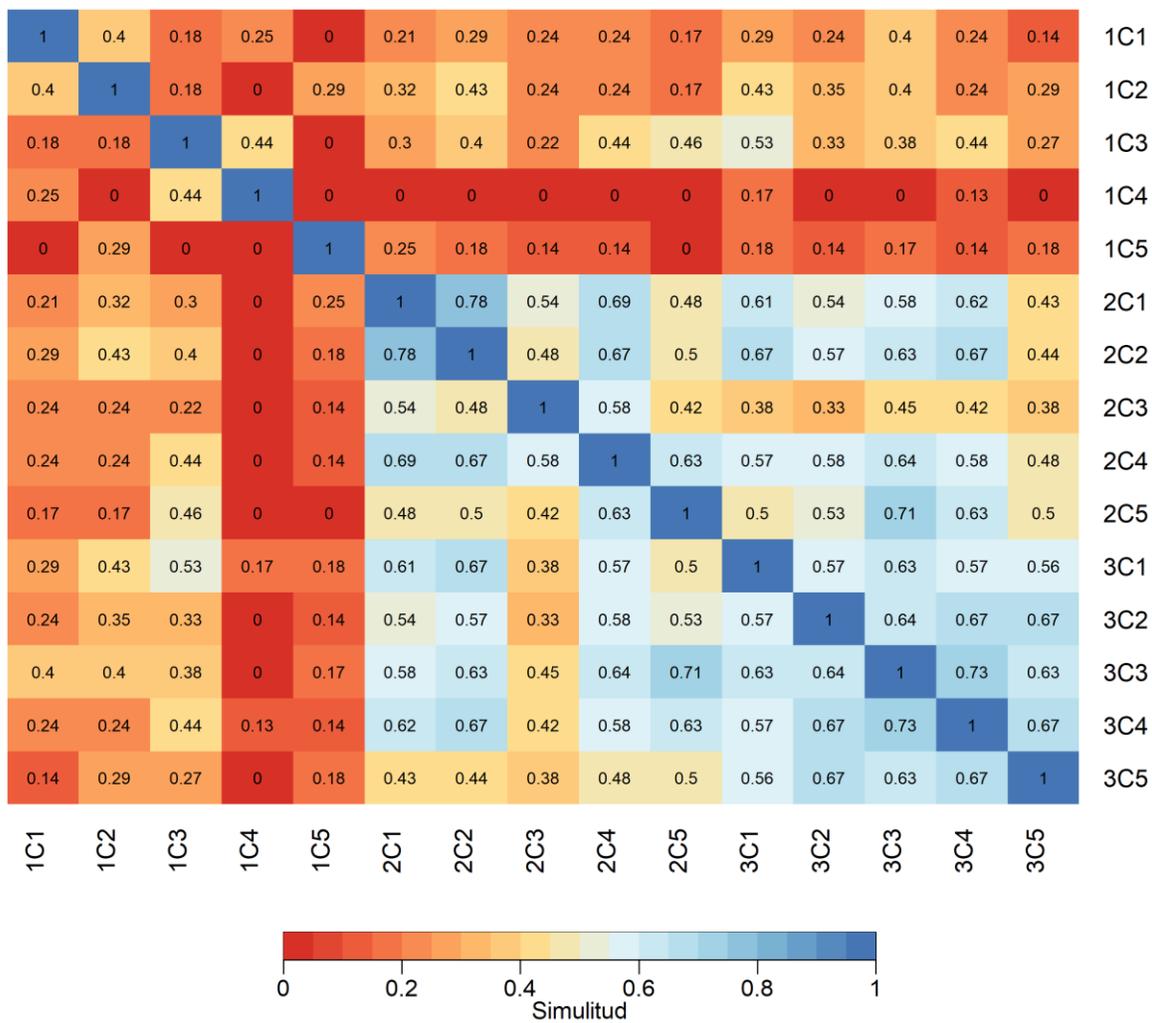
ANEXO 1: MORFOESPECIES DE LA FAMILIA INOCYBACEAE IDENTIFICADAS

ESPECIE	Código	S1	S2	S3	IVI	Nota
<i>Inocybe aff. muricellata</i>	I_muri	X	X	X	93.26	D
<i>Inocybe geophylla var. lilacina</i> (Peck) Gillet	I_geop	X	X	X	57.35	D
<i>Inosperma cf. cookei</i>	Is_cook	X	X	X	25.24	D
<i>Inocybe obscurobadia</i> (J. Favre) Grund Stuntz	I_obsc	X	X	X	22.02	D
<i>Inocybe nitidiuscula</i> (Britzelm.) Lapl.	I_niti	X	X	X	19.37	F
<i>Pseudosperma cf. rimosum</i>	P_rimo		X	X	19.34	F
<i>Inocybe geophylla</i> (Bull.: Fr.) P. Kumm <i>sensu lato</i>	I_geoL	X	X	X	17.97	F
<i>Pseudosperma flavellum</i> (P. Karst.) Matheny y Esteve-Rav.	P_flav		X	X	16.43	F*
<i>Inocybe</i> subsect. <i>Marginatae</i> 3	I_Mar3	X	X		12.57	
<i>Inocybe</i> gpo. <i>cryptocystis</i>	I_cryp		X		12.43	
<i>Inocybe cf. nigrescens</i>	I_nigr	X		X	11.55	
<i>Inosperma cf. maculatum</i> 1	Is_mac1			X	9.50	
<i>Inosperma calamistratum</i> (Fr.) Matheny y Esteve-Rav.	Is_cala	X	X	X	8.93	
<i>Inocybe cf. pseudoreducta</i>	I_pser		X	X	7.24	
<i>Inocybe</i> subsect. <i>Acroconiatae</i> 1	I_Acr1			X	6.58	
<i>Inocybe</i> subsect. <i>Cortinatae</i> 1	I_Cor1	X	X	X	6.32	
<i>Inocybe</i> subsect. <i>Acroconiatae</i> 5	I_Acr5		X		6.04	
<i>Inocybe aff. glabripes</i>	I_glab		X	X	5.72	
<i>Inocybe whitei</i> (Berk. y Broome) Sacc.	I_whit	X	X		5.16	
<i>Inocybe aff. subochracea</i>	I_subo		X		5.10	

<i>Inocybe griseolilacina</i> J.E. Lange	I_griL	X		X	4.58	
<i>Inocybe</i> subsect. <i>Acroconiatae</i> 2	I_Acr2		X		2.73	
<i>Inocybe griseovelata</i> Kühner	I_griV			X	2.48	
<i>Inosperma lanatodiscum</i> (Kauffman) Matheny y Esteve-Rav.	Is_lana		X		2.37	
<i>Pseudosperma</i> sect. <i>Rimosae</i> 1	P_Srim			X	2.32	
<i>Inocybe</i> aff. <i>pelargonium</i>	I_pela		X		2.25	
<i>Inocybe</i> subsect. <i>Holoconiatae</i> 2	I_Hol2			X	2.25	
<i>Inocybe</i> subsect. <i>Holoconiatae</i> 3	I_Hol3			X	2.24	
<i>Inocybe</i> subsect. <i>Acroconiatae</i> 4	I_Acr4		X		2.19	
<i>Inocybe</i> subsect. <i>Holoconiatae</i> 1	I_Hol1		X		2.13	
<i>Inocybe</i> subsect. <i>Acroconiatae</i> 3	I_Acr3	X			2.13	
<i>Inocybe</i> gpo. <i>praetervisa</i>	I_prae			X	2.11	
<i>Inocybe</i> subsect. <i>Marginatae</i> 2	I_Mar2			X	2.07	
<i>Inocybe</i> subsect. <i>Marginatae</i> 1	NA				NA	NA
D: Especie dominante F: Especie frecuente F*: Especie posiblemente frecuente NA: Especie registrada fuera de los límites de los cuadros						

ANEXO 2: VALORES DEL ÍNDICE DE SIMILITUD DE SØRENSEN PARA PARES DE CUADROS

Similitud de Sørensen–Dice entre cuadros muestreados



ANEXO 3: RESIDUOS ESCALADOS DE LOS MODELOS SELECCIONADOS

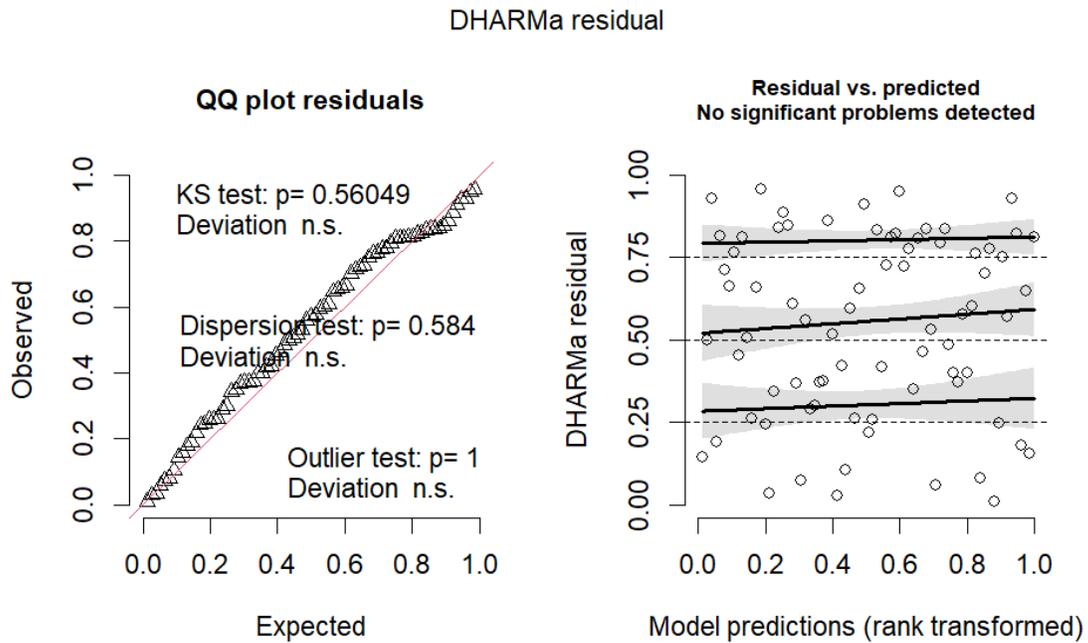


Figura I. Evaluación de residuos escalados del modelo de abundancia de esporomas en función de las variables ambientales.

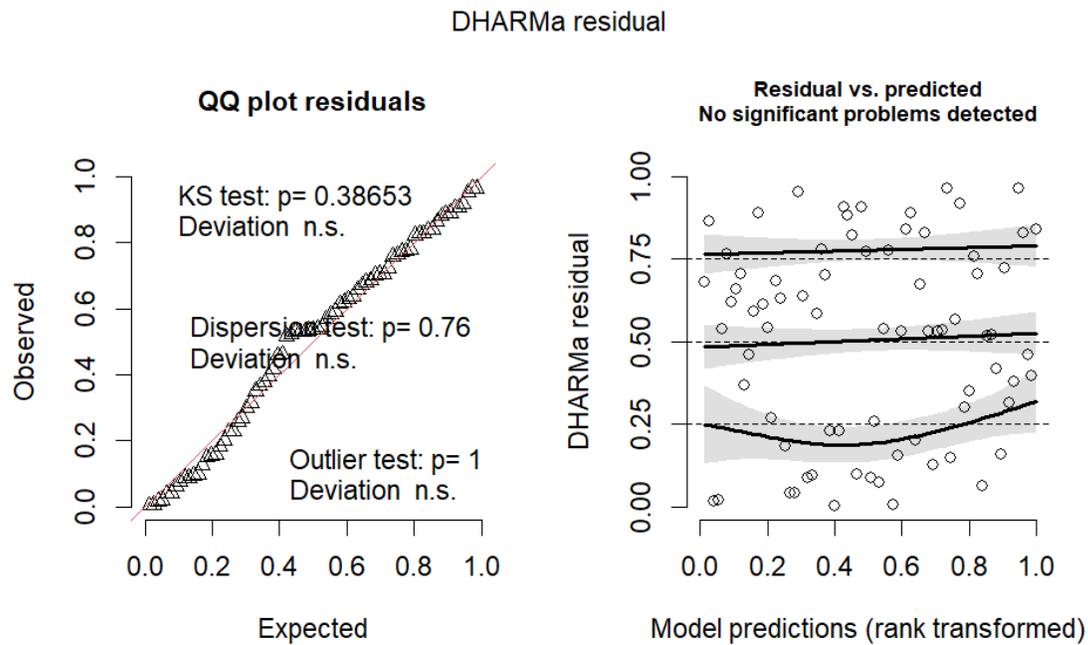


Figura II. Evaluación de residuos escalados del modelo de riqueza de especies en función de las variables ambientales.

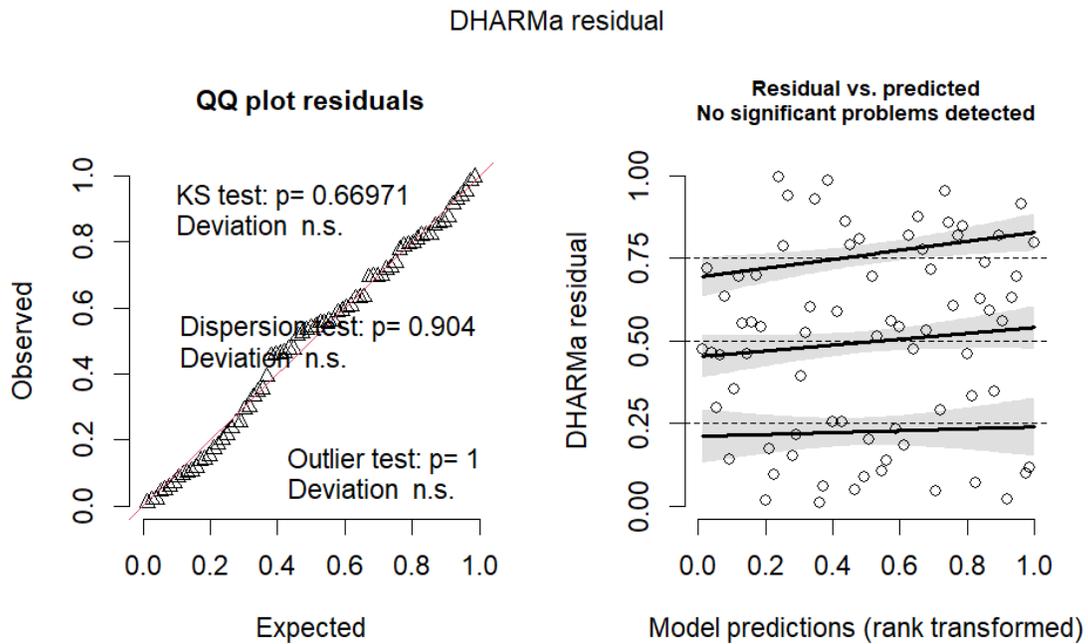


Figura III. Evaluación de residuos escalados del modelo de abundancia de esporomas en función de las variables edáficas.

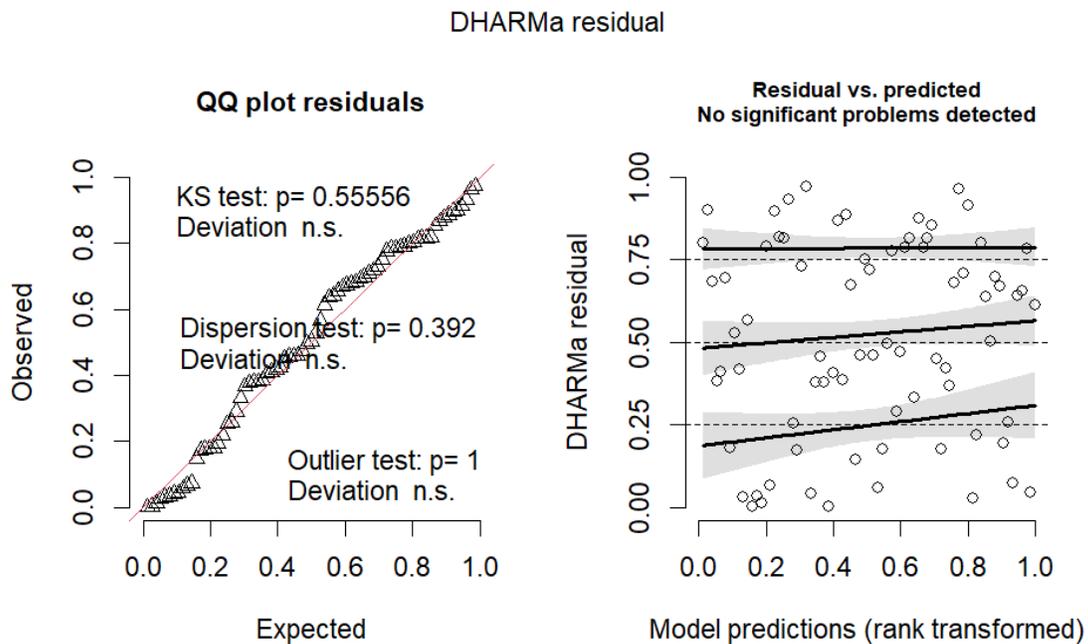


Figura IV. Evaluación de residuos escalados del modelo de riqueza de especies en función de las variables edáficas.