

**UNIVERSIDAD VERACRUZANA
CENTRO DE INVESTIGACIONES TROPICALES**



**DIVERSIDAD DE HONGOS MICORRÍZICOS EN DIFERENTES
ESTADOS DE CONSERVACIÓN DE UN BOSQUE DE ENCINOS.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN ECOLOGÍA TROPICAL

PRESENTA

NORBERTO IGNACIO RUIZ

COMITÉ TUTORIAL

DR. NOÉ VELÁZQUEZ ROSAS

DR. ROGER GUEVARA HERNÁNDEZ

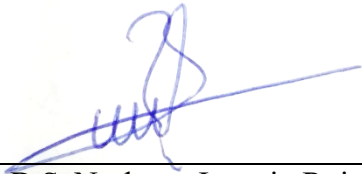
M. en C. MÓNICA RANGEL VILAFRANCO

XALAPA, VERACRUZ

JULIO 2020

El presente trabajo de investigación titulado “Diversidad de hongos micorrízicos en diferentes estados de conservación de un bosque de encinos”, presenta resultados que se encuentran contenidos en esta tesis, la cual fue realizada por Norberto Ignacio Ruiz como parte de sus estudios de maestría en el posgrado de Ecología Tropical en el Centro de Investigaciones Tropicales (CITRO) bajo la dirección del Dr. Noé Velázquez Rosas y Dr. Roger Guevara.

La investigación reportada es original por lo que no ha sido utilizada para obtener otros grados académicos.



Lic. en D.S. Norberto Ignacio Ruiz



Dr. Noé Velázquez Rosas

El presente trabajo está dedicado Juan Luis Ignacio Rangel, María Monserrat Rangel y a toda mi familia, que de diversas formas contribuyeron para cumplir este objetivo.

Agradecimientos

Al Centro de Investigaciones Tropicales por formarme en la maestría en Ecología Tropical

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para mis estudios de maestría.

Al Dr. Noé Velázquez Rosas (CITRO) por la dirección de la presente tesis, por su confianza, sus consejos y sus oportunos comentarios que me han ayudado a seguir con mi desarrollo profesional y personal.

A la M. en C. Mónica Rangel Villafranco (UIEM), por formar parte de mi comité tutorial, por su confianza y consejos que me han ayudado mi desarrollo profesional y personal desde mi formación de licenciatura hasta la culminación de la maestría y por facilitarme el Laboratorio de Microscopia de la UIEM, para realizar parte de mi investigación.

Al Dr. Roger Guevara Hernández (INECOL), por formar parte de mi comité tutorial, por sus oportunos consejos, por su apoyo con mis análisis estadísticos y por facilitarme su laboratorio de Ecología Evolutiva para la los trabajos de extracción e identificación de esporas de HMA.

A mis revisores Dra. Rebeca Menchaca García, Dra. Ana Celia Aguilar Chama, Dra. Irene Sánchez Gallen, Dr. Antero Ramos Fernández y al M. en C. Israel Cárdenas Camargo, por sus sugerencias que me ayudaron a mejorar mi investigación.

A la Dra. Ana Celia Aguilar Chama por su ayuda en la extracción de esporas de mis muestras de suelo y por la identificación de los morfotipos de esporas de HMA

Al M. en C. Ismael Guzmán Valdivieso, por la ayuda para en la extracción de esporas de mis muestras de suelo.

Y a todas las personas que de alguna forma contribuyeron en la presente investigación

Índice

Introducción.....	8
Capítulo 1.....	10
1. Antecedentes.....	10
1.1 Los encinos.....	10
1.2 Encinos rojos y blancos.....	11
1.3 Bosques de encinos: situación nacional, estatal y local.....	12
1.4 Encinos en el Estado de México.....	13
1.5 Estrategias de conservación de bosques de encinos.....	14
1.6 Micorrizas.....	15
1.7 Hongos Micorrízicos Arbusculares (HMA).....	16
1.7 Hongos Ectomicorrizas (HEM).....	17
1.8 Hongos micorrízicos y encinos.....	18
Justificación.....	20
Preguntas de investigación.....	22
Objetivos.....	22
General.....	22
Particulares.....	22
CAPÍTULO 2.....	23
2. Diversidad de hongos micorrízicos en diferentes estados de conservación de un bosque de encinos.....	23
2.1 Introducción.....	23
2.2 Métodos.....	25
2.3 Resultados.....	29
2.4 Discusión.....	41
2.5 Consideraciones finales.....	47
Bibliografía.....	48

Índice de figuras

Figura 1. Morfoespecies de hongos micorrizógenos arbusculares más representativos.....	31
Figura 2. Esfuerzo de muestreo de las esporas contabilizadas.....	32
Figura 3. Análisis del índice de abundancia comparando con el rango de las especies entre bosque conservado y bosque secundario.....	33
Figura 4. Análisis del índice de abundancia comparando con el rango de las especies entre el bosque conservado y zacatonal.....	34
Figura 5. Análisis del índice de abundancia comparando con el rango de las especies entre el bosque secundario y zacatonal	35
Figura 6. Análisis de diversidad beta por remplazo de ssp. y anidamiento, por dos cuadrantes muestreados para cada sitio.....	36
Figura 7. Comparación de diversidad beta por los subconjuntos de especies que se remplazan y se comporten por cuadrantes en cada uno los sitios.....	37
Figura 8. Porcentaje de colonización por hifas (a), vesículas (b) y colonización total (c) de plántulas de <i>Quercus conspersa</i> , <i>Q. crassipes</i> , <i>Q. glabrencens</i> y <i>Q. rugosa</i> , en el bosque conservado y el bosque secundario.....	38
Figura 9. Porcentaje de colonización por ectomicorrizas plántulas de <i>Quercus conspersa</i> , <i>Q. crassipes</i> , <i>Q. glabrencens</i> y <i>Q. rugosa</i> , en el bosque conservado y el bosque secundario....	41

Índice de tablas

Tabla 1. Géneros y morfoespecies de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA).....	29
Tabla 2 Valores de diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) encontrados en tres sitios con distinto gradiente de conservación de un bosque de encino.....	30
Tabla 3. Géneros y especies de hongos ectomicorrizogenos (HEM) encontrados en tres sitios con distinto gradiente de conservación de un bosque de encino.....	39

Introducción

La cubierta vegetal de México es muy diversa, incluye diferentes tipos de bosques y selvas; de coníferas y encinos, bosques mesófilos de montaña, selvas secas, húmedas y subhúmedas, también matorrales y pastizales, entre otros tipos de vegetación (Sánchez *et al.* 2009). En 2010 cerca de 71 % de la superficie nacional estaba cubierta por vegetación forestal, mientras que el 29 % correspondía a usos de suelo distintos como zonas agropecuarias, urbanas y cuerpos de agua (Inventario Forestal 2010). Los bosques templados en México ocupan el 24 % de la cobertura forestal nacional. Entre estos bosques, los encinares son el tipo de vegetación con mayor distribución, con un estimado de más de 16 millones de hectáreas (Sánchez *et al.* 2009). Estos ecosistemas se distribuyen principalmente a lo largo de zonas montañosas como las Sierras Madre Occidental y Oriental, el Eje Neovolcánico Transversal, la Sierra Sur de Chiapas y las sierras del Altiplano (Sánchez *et al.* 2009; Challenger y Soberón 2008).

México se considera centro de diversificación del género *Quercus*, debido a que se ha documentado la presencia de más de 160 especies en el país, de las cuales 109 se consideran endémicas (Arizaga *et al.* 2009, Romero-Rangel *et al.* 2015). Los bosques de encino son importantes, ya que proporcionan servicios ambientales como: la producción de oxígeno, el reciclaje de agua, la captura de carbono, reducen la erosión del suelo, regulan la temperatura, son hábitats de diversas especies. Estos ecosistemas han sido ampliamente utilizados para la extracción de madera, la producción de carbón e incluso para la industria alimenticia (Arizaga *et al.* 2009; Zavala 2000). A pesar de su importancia, más de la mitad de la superficie en la que se encontraban distribuidos se ha transformado (Sánchez *et al.* 2009), principalmente por factores de origen antropogénico, como el cambio de uso de suelo, la tala inmoderada, los incendios forestales, el uso intensivo de agroquímicos y muy recientemente el cambio climático (Balvanera 2012). Por otra parte, los gobiernos han incorporado planes de manejo, que no han tenido el éxito esperado, al no reflejarse en una disminución de las tasas de deforestación (SEMARNAT 2010). Por otra parte, las acciones de reforestación también han sido poco exitosas, ya que generalmente las plántulas presentan bajas tasas de supervivencia y en muchas ocasiones las especies utilizadas no son las adecuadas desde un

punto de vista ecológico, alterando la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Cárdenas *et al.* 2013).

Debido a la importancia de los bosques de encino, es necesario buscar alternativas para disminuir la pérdida de estos ecosistemas y en el futuro coadyuvar a recuperar la dinámica de los mismos, desarrollando estrategias integrales, trans y multidisciplinarias para su conservación, protección y regeneración. Una de ellas podría enfocarse al empleo de los microorganismos nativos del suelo, quienes pueden mejorar desde la estructura física del suelo hasta el establecimiento y diversidad de especies vegetales (Requena *et al.* 2001; Pedraza *et al.* 2010). Parte de esta microbiota, lo constituyen los hongos micorrizógenos (arbusculares y ectomicorrizógenos), que forman asociaciones mutualistas con las raíces de las plantas denominadas micorrizas, dicha asociación extiende la superficie de absorción de iones de fósforo (P) y nitrógeno (N) y de agua, que podría incrementar la biomasa y supervivencia de las plántulas (Fisher y Jayachandran 2002).

Este estudio analiza la diversidad y abundancia de hongos micorrizogénos en tres estados sucesionales de un bosque de encinos, y cómo influyen en el establecimiento de plántulas del género *Quercus*. La información obtenida puede ayudar en la generación de estrategias de propagación y establecimiento de encinos que incremente el éxito de plantaciones forestales en estos bosques, favoreciendo la restauración, conservación y uso sustentable de estos ecosistemas.

Capítulo 1

1. Antecedentes

1.1 Los encinos

Los encinos pertenecen a la familia Fagaceae dentro del género *Quercus*. En esta familia existen nueve géneros y alrededor de 600 a 900 especies. En México, se encuentran tres subgéneros: *Quercus* (encinos blancos o *Leucobalanus*), *Lobatae* (encinos rojos o *Erythrobalanus*) y *Protobalanus* (encinos intermedios) (Ceballos *et al.* 2009). Con alrededor de 160 especies, México es el mayor centro de diversificación de encinos en el continente americano. Se calcula que 109 de ellas son exclusivas al país (endémicas), es decir el 68% de los encinos del continente americano (Arizaga *et al.* 2009, Romero-Rangel *et al.* 2015).

Todas las especies del género *Quercus* comparten una serie de características biológicas comunes: tallos leñosos, hojas con consistencia similar al cuero (coriáceas o duras) y bellotas, que son el fruto característico de los encinos. Su forma de crecimiento es comúnmente como árbol (con una altura de 3 a 40 m) y algunos como arbustos (con alturas de 10 a 60 cm) (Arizaga *et al.* 2009; Romero-Rangel *et al.* 2015). Su desarrollo es lento, por la cual son de larga vida, otra peculiaridad es el patrón en la duración de las hojas, siendo perennifolios donde el follaje siempre se mantiene verde y se va sustituyendo de manera paulatina. Por el contrario, los caducifolios pierden la totalidad de sus hojas durante la estación de seca. En el renuevo de las hojas, se muestran colores vivos que van del naranja al rojo carmesí (Arizaga *et al.* 2009).

Los encinos forman comunidades muy características de las zonas montañosas del país, junto con los pinos, constituyen la mayor parte de cubierta vegetal en áreas de clima templado y semihúmeda. Sin embargo, su distribución no es limitada por estos climas, pueden existir en zonas de clima cálido, formando incluso bosques extensos y densos (Arizaga *et al.* 2009; Romero-Rangel *et al.* 2015). En las regiones húmedas, se les encuentra como elementos dominantes del dosel en bosques mesófilos de montaña, selvas altas perennifolias y también existen en regiones semiáridas como arbustos (Zavala 1998).

Los encinos muestran una gran variación en cuanto a su morfología, fisiología, relaciones competitivas y adaptativas, lo que les ha permitido colonizar gran diversidad de ambientes geográficos (Arizaga *et al.* 2009). Tienen funciones ecológicas muy importantes como sostén de epifitas, refugio y alimento de aves, mamíferos, reptiles y artrópodos, así como de microorganismos, también son regeneradores y formadores de suelo, modifica condiciones microambientales, reguladores de incendios y son relevantes en la infiltración de agua en cantidades importantes (Zavala 1998; Monárrez-González *et al.* 2018).

1.2 Encinos rojos y blancos

Estos dos grupos de encinos presentan diferencias morfológicas notorias (Zavala 2000). En las hojas dentadas de las subespecies blancas las nervaduras laterales se prolongan hasta terminar en espinas, pero no en aristas; mientras que, en las hojas de los rojos, las nervaduras terminan en aristas (De la Paz y Aguilar 1978). En las estructuras florales se pueden encontrar también diferencias (Arizaga *et al.* 2009; Romero-Rangel *et al.* 2015). En los encinos blancos, los estigmas son cortos y anchos, lo que difiere en los rojos, donde los estigmas son espatulados y se encuentran sobre estilos alargados. También las bellotas presentan fuertes diferencias, especies blancas tienen una pared del pericarpio lisa, en tanto que, la pared de los rojos es leñosa (De la Paz y Aguilar, 1978; Romero-Rangel *et al.* 2015). La corteza de los blancos es delgada y en los rojos se presenta de gran espesor. Aunado a esto, la madera es el carácter evidente que da el nombre a ambos grupos, en los blancos la madera suele ser blanca, castaña pálida a castaña oscura y en los rojos suele ser roja, rosa a rojo oscuro (De la Paz y Aguilar 1978 Romero-Rangel *et al.* 2015). La viabilidad de las bellotas es otra característica que distingue a los dos grupos de encinos, ya que en los blancos se producen bancos de semillas que pueden ser llamados anuales, su viabilidad y permanencia no rebasan los 365 días. Las semillas de los encinos rojos permanecen viables más de un año, pudiendo germinar hasta en un 100 % en un periodo de hasta dos años (De la Paz y Aguilar 1978; Romero-Rangel *et al.* 2015).

La zona central del país está caracterizada por un gran número de encinos blancos y rojos (Zavala 2000; Romero-Rangel *et al.* 2015). Las especies rojas son más abundantes en la región occidental, en la sur y sureste que son presumiblemente más húmedas; mientras que los blancos tienden a ser más abundantes en las regiones del norte del país, que son áreas con

un mayor número de zonas secas (Zavala 2000; Romero-Rangel *et al.* 2017). El uso de ambos grupos es diferente por las regiones culturales que habitan los bosques. Los encinos blancos son usados para la elaboración de barricas de añejamiento, armazones para construcciones, cajas y postes. Mientras que, los encinos rojos son usados para pisos, muebles, juguetes, instrumentos musicales, entre otros (De la Paz y Aguilar 1978; Romero-Rangel *et al.* 2015).

1.3 Bosques de encinos: situación nacional, estatal y local.

Los bosques de encinos se encuentran ampliamente distribuidos en casi toda la República, con excepción del estado de Quintana Roo, cubriendo aproximadamente 5.5 % de la superficie total del país. La mayor diversidad de especies se encuentra en un intervalo altitudinal que varía entre los 1,200 a 2,800 m, aunque es posible encontrar especies desde los 200 hasta los 3,500 m de altitud. Estos ecosistemas forestales sustentan una alta diversidad de especies animales y vegetales, a la vez proveen de múltiples beneficios a las comunidades humanas como la obtención de recursos naturales y la provisión de servicios ambientales (Escobar 2011; Arizaga *et al.* 2009).

A pesar de las mencionadas características de los bosques de encinos, presentan una severa reducción en su distribución, se estima que su cobertura ha decrecido en más del 50 % en las últimas décadas (Céspedes y Moreno 2001). Estos ecosistemas han sido objeto de procesos de transformación con distintos fines (Challenger y Dirzo 2009). Algunos de los factores más importantes en la destrucción de estos bosques y de su biodiversidad han sido los incendios forestales, el reparto agrario, la tala inmoderada, las políticas de fomento agropecuario, así como la ganadería extensiva y el crecimiento urbano (Challenger 1998). Las tasas de deforestación reportadas para México son elevadas, según el Inventario Nacional Forestal 2010, alrededor de 326,000 ha se pierden cada año, principalmente por actividades de carácter antropogénico. Estos procesos usualmente englobados en lo que se conoce como deforestación o degradación forestal, se asocian a impactos ecológicos importantes en casi todas las escalas (Bocco *et al.* 2001; Granados *et al.* 2007).

1.4 Encinos en el Estado de México.

El Estado de México cuenta con más de un millón de hectáreas con cobertura forestal, siendo uno de los estados más importantes en términos forestales (INEGI 2009), ocupa el décimo lugar a nivel nacional en cuanto a producción maderable (PROBOSQUE 2010). Los bosques de encinos, que registran en 92 de 125 municipios (PROBOSQUE 2010), tienen una altura del dosel que varía de seis hasta 30 m de altura. La mayoría de estos bosques se ubican de los 1,200 a los 2,800 m de altitud. Otros ecosistemas que comparten importancia en esta distribución altitudinal son: el bosque de pino-encino y el de encino-pino; en conjunto, estos bosques de clima templado frío ocupan el 65 % de las hectáreas forestales del estado (PROBOSQUE, 2010). En los últimos años se ha intensificado su explotación, debido al aumento en la demanda de diversas materias primas y al cambio del uso del suelo, factores que alteran los procesos ecosistémicos de estos bosques (Arizaga *et al.* 2009). Los programas de reforestación no han tenido el impacto esperado, de manera contraria, se ha registrado un aumento de áreas deforestadas (SEMARNAT, 2008). Datos recientes revelan que se han perdido un total de 13,691 ha de cobertura forestal en el Estado (Pineda *et al.* 2008), provocando la degradación de los suelos, disminución de los mantos acuíferos, pérdida de la biodiversidad y aparición de plagas en diversas zonas boscosas del Estado (Pineda *et al.* 2008).

El Estado de México está situado sobre el Eje Neovolcánico Transversal, que forma parte de la zona de transición en la que convergen las especies provenientes del norte, occidente y sur del país. En esta región se encuentran 23 especies del género *Quercus*, de las cuales 13 se encuentran en la sección *de Quercus* (encinos blancos) y 10 en la sección *Lobatae* (encinos rojos). Además, la especie *Quercus hintonii* es endémica (Romero-Rangel *et al.* 2002; Ceballos, *et al.* 2009; PROBOSQUE 2010). En San Felipe del Progreso existen relictos de bosques de encinos que solían dominar en la región. En la comunidad Rancho La Concepción se reporta la presencia de ocho especies de encinos, de los cuales cinco pertenecen a los subgéneros *Quercus* y *Leucobalanus*, mientras que los restantes pertenecen a los subgéneros *Lobatae* y *Erythobalanus* (Ignacio-Ruiz *et al.* 2014). Las especies de encino que destacan por su abundancia son: *Q. crassipes*, *Q. conspersa* y *Q. glabrencens*. Esta comunidad mantiene una alta diversidad de encinos, ya que el número de especies encontradas es mayor a la

reportada en otros bosques del Estado de México con mayores extensiones (Ignacio-Ruiz *et al.* 2014).

1.5 Estrategias de conservación de bosques de encinos

Uno de los procesos naturales que más interesa desde la perspectiva del manejo forestal y la conservación de la biodiversidad es la regeneración del bosque (Koleff *et al.* 2012). Hoy en día, es evidente que la presión demográfica y la necesidad de producir más alimentos han ejercido una influencia notable sobre los ecosistemas (CEPAL 2015), lo que conlleva a que en algunas especies de árboles como los del género *Quercus* pierdan su potencial reproductivo debido a factores abióticos y bióticos. Esto determina que la cantidad de individuos que llegan a la etapa adulta es baja, lo que trae como consecuencias la pérdida de los ecosistemas (Pulido 2002). Los bosques de las zonas templadas se caracterizan por una diversidad baja de especies arbóreas. Así, la dinámica de la regeneración de estas especies condiciona en gran medida los procesos esenciales a nivel de ecosistema y la historia vital de los organismos que dependen de ellas. Esta es la razón por la que el proceso de regeneración de los bosques es fundamental en el mantenimiento de su capacidad productiva, de la conservación de los ecosistemas forestales y la diversidad biológica asociada (Pulido 2002).

Los principales programas que impulsa el gobierno como medidas de conservación y restauración de bosques se basan en la reforestación, que a pesar de los esfuerzos realizados no han tenido los impactos esperados, a la par que los índices de deforestación no disminuyen (SEMARNAT 2010). Una de las consecuencias más drásticas de esto es la desaparición parcial o total de ecosistemas, lo que provocará la extinción local de especies vegetales y animales, así como de la pérdida de los bienes y servicios ambientales que proporcionan los bosques de encinos y que son vitales para la subsistencia humana (Arizaga *et al.* 2009).

En general, las especies del género *Quercus* están asociados tanto con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) y ectomicorrizas (HEM). Estos mutualismo pueden aumentar la absorción de nutrientes, incrementado la captura de fósforo (P), nitrógeno (N) y otros elementos nutritivos del suelo además de agua en la que están disueltos los nutrientes (Allen 1991; Smith y Read 1997; Fisher y Jayachandran 2002; Smith *et al.* 2003; Pérez-Moreno y Read 2003; Querejeta, *et al.* 2003). Por lo tanto, la asociación con micorrizas tiene un efecto

positivo en el establecimiento de las especies de *Quercus* (Smith y Read 1997; Vagen *et al.* 2006), al influir en su supervivencia durante los primeros años, ya que promueve el crecimiento de la planta no sólo por arriba del suelo sino también del sistema radicular (Oliveira *et al.* 2012). Esto podría permitir a las plántulas puedan mantener un mejor estado nutricional y responder al estrés ambiental del sitio de plantación (Sousa-Alvina *et al.* 2014). Por ello, la inoculación de plántulas de encinos con micorrizas nativas de HMA y HEM podrían ser utilizados en programas de propagación de especies de este género, para favorecer la supervivencia y establecimiento de plántulas e incrementar el éxito en los programas de reforestación (Ignacio- Ruiz *et al.* 2014).

1.6 Micorrizas

El término micorriza describe la asociación mutualista y simbiótica que se presenta entre las raíces de las plantas y hongos de diferentes grupos. Estas interacciones se establecen en los órganos de absorción de agua de las plantas, pueden ser en las raíces propiamente dichas de las plantas vasculares (gimnospermas y angiospermas), pero también están presentes en el gametofito hipógneo de muchas briofitas, helechos y en los esporofitos de muchos helechos (Álvarez-Sánchez y Monroy 2008). Las asociaciones micorrízicas han existido desde el inicio de la historia de las plantas en la Tierra. De acuerdo al grupo al cual pertenece el hongo y la manera en la que están asociados a las plantas se reconocen siete tipos de micorrizas: arbuscular, ericoide, orquidoides, ectomicorriza, ectendomicorriza, arbutoides y monotropoides (Villegas y Cifuentes 2004). Los hongos pueden ser macroscópicos como del grupo Basidiomycetes y Ascomycetes que forman ectomicorrizas o bien hongos microscópicos, los cuales no forman cuerpos fructíferos del Filum Glomeromycota que forman las micorrizas endoarbusculares. Este tipo de asociación se encuentra representada en todos los tipos de ecosistemas terrestres y se presentan en la mayoría de las familias de plantas (Álvarez-Sánchez y Monroy 2008). Las micorrizas arbusculares son más abundantes en climas tropicales, mientras que las ectomicorrizas en climas templados (Álvarez-Sánchez y Monroy 2008).

1.7 Hongos Micorrízicos Arbusculares (HMA)

Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA), forman las asociaciones micorrízicas más abundantes en la naturaleza, están distribuidas en casi todo el mundo, aproximadamente el 80 % de familias vegetales forman este tipo de asociación mutualista (Harley y Smith 1983; Aguilera *et al.* 2007; Camarena-Gutiérrez 2012). Los HMA pertenecen al Phylum *Glomeromycota*, siendo una simbiosis obligada para los hongos. Esta asociación tiene varios componentes importantes como son: la raíz; las estructuras intrarradicales del hongo como son vesículas, arbuscúlos y micelio; mientras que el micelio extrarradical y las esporas se forman en el suelo (Smith y Read 1997). Los HMA son un componente clave para mantener la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, puesto que mediante esta simbiosis las plantas pueden obtener nutrientes minerales del suelo, mejorar su tolerancia a estreses bióticos y abióticos, reducir competencia entre plantas mediante la transferencia de carbono a través de la red de hifas extrarradical (Simard *et al.* 1997; Simard y Durall 2004). Estos hongos habitan simultáneamente dos ambientes, el suelo y las raíces, por lo que son asociaciones tripartitas que involucran plantas, suelo y hongos. Esta asociación puede ayudar en la adquisición de fósforo para las plantas, principalmente (Hernández *et al.* 2008).

Las esporas de los HMA son las estructuras reproductivas de estos hongos, propágulos infectivos de nuevos hospederos, pueden permanecer en el suelo por largo tiempo, su presencia puede estar determinada por las condiciones ambientales, las características de historia de vida de la especie de hongo, la fenología de la planta hospedera, entre otras. La cuantificación de la densidad de esporas en el suelo, permite estimar parte del potencial infectivo de los HMA. Tradicionalmente la estimación de la diversidad de estos hongos en el suelo se ha basado en la identificación de los mismos según las características morfológicas de sus esporas usando claves taxonómicas (Hernández *et al.* 2008). Actualmente se ha recurrido a las técnicas moleculares para complementar la descripción morfológica y conocer cuáles taxa de los hongos colonizan la raíz de ciertos hospederos, lo que hace más precisa la determinación de las especies (Rodríguez 2005; Guzmán-González 2005). Sin embargo, las características morfológicas de las estructuras hifales y de las esporas han sido determinantes en el reconocimiento de características de historia de vida de las especies (Rodríguez 2005). Para conocer la comunidad de hongos asociada a una comunidad vegetal (riqueza y

abundancia), las esporas se extraen del suelo, se cuantifican y clasifican separando las diferentes morfoespecies presentes. Se puede conocer también si la comunidad de hongos se encuentra colonizando las raíces de las plantas, reconociendo las estructuras fúngicas dentro de éstas y en qué proporción (Hernández *et al.* 2008).

1.7 Hongos Ectomicorrizas (HEM)

Los hongos ectomicorrízicos (HEM) generalmente establecen asociación con especies arbóreas. Se pueden observar a simple vista y predominan entre los árboles de zonas templadas, siendo especialmente características en géneros de coníferas como *Pinus*, *Larix*, *Pseudotsuga*, *Picea* y en angiospermas como *Alnus*, *Betula*, *Fagus*, *Quercus*, *Dipterocarpaceas* y *Eucalyptus* (Peterson *et al.* 2004). La ectomicorriza tiene tres estructuras involucradas en la absorción y transporte de nutrimentos: a) el manto, un tejido plectenquimatoso hacia el interior y pseudoparenquimatoso hacia el exterior del ápice de la raíz (Agerer 1991), que se presenta como una interfase entre la raíz y el suelo y que participa en el almacenamiento, movimiento de agua y minerales de la solución del suelo a la raíz; b) la red de Hartig es un laberinto de hifas que crecen hacia el interior de la raíz y se sitúan entre las células de la epidermis y el córtex y c) el micelio externo, el cual es un sistema de crecimiento de hifas que tienen la función de aumentar el área de absorción de nutrimentos del suelo (Kottke y Oberwinkler 1987; en Qian *et al.* 1998).

Los hongos que forman ectomicorrizas pueden ser de los grupos de Ascomycotas, Zigomycota, Basidiomycota y Deuteromycota (hongos anamórficos). Las ectomicorrizas permiten la absorción de nitrógeno, principalmente, entre otros nutrientes (Villegas y Cifuentes 2004). La principal diferencia entre las HEM formadas con angiospermas y gimnospermas, es que en las primeras la red de Hartig se confina únicamente a la epidermis, mientras en gimnospermas se forma en células epidérmicas y corticales (Brundrett *et al.* 1996). La inoculación de plantas forestales con hongos ectomicorrizógenos es de gran importancia para el crecimiento y sobrevivencia de estas (Brundrett *et al.* 1996).

1.8 Hongos micorrízicos y encinos

Diversos estudios han demostrado que la asociación mutualista de encinos con HMA y HEM, facilitan la obtención de recursos limitantes del suelo, tales como nitrógeno, fósforo y agua por parte de la planta huésped; a cambio, el hongo puede obtener azúcares provenientes de la fotosíntesis de la planta (Smith y Read 1997). Algunas familias de HMA que se asocian con encinos son Geosiphonaceae, Archaeosporaceae, Diversisporaceae, Acaulosporaceae, Gigasporaceae, Pacisporaceae, Glomeraceae y Paraglomeraceae (Montaño *et al.* 2007); mientras que, para los ECM Ascomycota, Zigomycota, Basidiomycota y Deuteromycota son los grupos más importantes asociados con plantas del género *Quercus* (Villegas y Cifuentes 2004).

Egerton-Warburton y Allen (2001) documentaron los patrones de colonización de los HMA y los HEM en *Quercus agrifolia* y las respectivas respuestas en plantas inoculadas con uno o ambos tipos de hongos. Los patrones de colonización se asocian a un proceso de sucesión de HMA y HEM y ambos tipos de asociación se detectaron raramente dentro del mismo segmento de la raíz o la misma raíz. La supervivencia de las plántulas, biomasa y los contenidos foliares de N y P fueron mayores en plántulas micorrizadas, con ambos tipos. La formación de micorrizas es fundamental para el establecimiento de las plántulas de encinos. Dickie *et al.* (2002) observaron altas concentraciones de P y N, altas tasas de germinación de semillas y establecimiento de plántulas de encinos ubicadas cerca de otra especie de *Quercus*, presumiblemente debido a la simbiosis micorrízica. Se presume que la doble asociación podría generar un gasto de carbono muy alto para la plántula de hasta un 30% (Egerton-Warburton y Allen 2001), pero se considera que una mayor presencia de estos hongos les permite a las plántulas de encino incrementar la absorción de nutrientes, particularmente el nitrógeno, o bajo condiciones de disturbio (Kranabetter 1999), existiendo un efecto facilitador de la regeneración entre distintas especies de encinos, mediado por la simbiosis micorrízica (Dickie *et al.* 2001).

La función principal de la micorriza es la transferencia de agua, fósforo y nitrógeno, principalmente a la planta hospedera y ésta transfiere carbono al hongo (Álvarez y Monroy, 2008). Sin embargo, esta asociación proporciona otros beneficios a las plantas, entre los que destacan: la protección ante el ataque de parásitos, hongos patógenos y nemátodos, el

aumento de la resistencia a la herbívora, la limitación de la absorción de metales pesados tóxicos, aumento del área de exploración de la raíz, como consecuencia se incrementa el flujo de agua del suelo a la planta (Camargo-Ricalde, 2012). Además, de mejorar las propiedades físicas y químicas del suelo, lo que reduce su erosión y mejora su capacidad de retención de agua (Guadarrama et al. 2004; Finlay 2008).

Justificación.

Los bosques de encinos son uno de los ecosistemas más importantes en el país, puesto que de estos se obtienen diversos servicios ecosistémicos (Balvanera 2012). Sin embargo, padecen una acentuada perturbación, derivado principalmente por factores de carácter antropogénico (Balvanera 2012), que limitan su regeneración natural (Zavala 2004), por lo que es necesario realizar acciones para su restauración con árboles nativos del género *Quercus* (Zavala 2004).

El municipio de San Felipe del Progreso ubicado en el Estado de México, con una superficie total de 37,063 ha, se presentan fragmentos de bosques de encino con una extensión de 660 ha. En este municipio a pesar de no contar con datos fehacientes de su vegetación original, podemos encontrar remanentes de bosques en las partes altas, por lo que supone que este tipo de vegetación cubría la mayor parte del municipio. El Rancho Concepción se encuentra en el municipio de San Felipe del Progreso, el bosque de esta comunidad es un relictos de los ecosistemas que solían dominar el territorio. Este fragmento de bosque se encuentra en diferentes estados de conservación, pero resguarda un número considerable de encinos (8 spp.), mayor a la reportada en otros bosques del Estado de México con mayores extensiones (Ignacio *et al.* 2014).

El bosque de encino es un recurso importante para la comunidad de Rancho Concepción ya que se aprovecha para la obtención de leña, alimentos, medicinas, forraje, artesanías, y colorantes, etc. Estas formas de aprovechar el bosque reflejan el conocimiento ecológico tradicional de los pobladores y sus estrategias de subsistencia (Ignacio *et al.* 2014). Por ello, es importante realizar acciones que permitan la reforestación con árboles nativos, utilizando herramientas que puedan favorecer el establecimiento y supervivencia de plántulas de encino. Una de estas técnicas es el uso de micorrizas nativas en la propagación y establecimiento de plantas de encinos. Aunque se ha demostrado que la inoculación de encinos con hongos micorrízicos nativos es relevante para mejorar su establecimiento, no existe información específica de esta relación para todas las especies de *Quercus*; además; no se ha evaluado el efecto que tiene la degradación del bosque en la diversidad de hongos micorrízicos y su capacidad de colonización. A pesar de que esta información es necesaria para el diseño de

estrategias de reforestación, conservación y aprovechamiento sustentable en bosques de encinos.

Preguntas de investigación

¿La diversidad y riqueza de hongos micorrízicos arbusculares y ectomicorrízicos se modifica de acuerdo con el estado de conservación de un bosque de encinos?

¿Cuál es patrón de colonización de los hongos micorrízicos arbusculares y hongos ectomicorrízicos en cuatro especies de encinos, establecidos en sitios con distinto estado de conservación?

Objetivos

General

- Analizar los cambios de diversidad y colonización de hongos micorrízicos en diferentes grados de conservación de un bosque de encinos.

Particulares

- Determinar la diversidad y abundancia de hongos micorrízicos en tres sitios con diferentes grados de conservación de un bosque de encinos.
- Analizar los niveles de colonización de hongos micorrízicos en cuatro especies de encinos, en dos estados sucesiones: bosque conservado y secundario.

CAPÍTULO 2

2. Diversidad de hongos micorrízicos en diferentes estados de conservación de un bosque de encinos.

2.1 Introducción.

Los hongos micorrízicos pueden influir en la diversidad y composición vegetal de los bosques (Bethlenfalvay y Linderman 1992; Smith y Read 1997; van der Heijden *et al.* 1998; Kernaghan 2005), ya que influyen en la regulación de los ciclos del carbono, las propiedades biológicas, químicas y físicas del suelo, esenciales para el mantenimiento y crecimiento forestal (Carrillo-García *et al.* 1999; Phillips *et al.* 2013; Solaiman y Mickan 2014). De los diferentes tipos de asociaciones micorrizas, las más comunes en los ecosistemas forestales son las micorrizas arbusculares (HMA) y las ectomicorrizas (HEM) (Brundrett 2002; Smith y Read 2008). En los bosques templados, algunos géneros de coníferas en los que se ha descrito esta asociación son: *Abies*, *Betula*, *Fagus*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga* y *Quercus* (Morris *et al.* 2008; Solaiman y Micka 2014).

Los encinares son el tipo de vegetación con mayor distribución en México (16 millones de hectáreas; Sánchez *et al.* 2009), el cual es considerado el centro de diversificación del género *Quercus*, debido a que se ha documentado la presencia de más de 160 especies, de las cuales 109 son endémicas (Arizaga, *et al.* 2009, Romero *et al.* 2015). Los bosques de encino han sido ampliamente utilizados para la extracción de madera, la producción de carbón e incluso en la industria alimenticia (Zavala 2000; Arizaga *et al.* 2009). A pesar de su importancia, más de la mitad de su superficie se ha transformado en los últimos 25 años (Medina y Tejero-Diez 2006; Sánchez *et al.* 2009), principalmente por factores de origen antropogénico, como el cambio de uso de suelo, la tala inmoderada, los incendios forestales, el uso intensivo de agroquímicos y muy recientemente el cambio climático (Balvanera 2012). En México, se han realizado distintas iniciativas para la restauración y conservación de los bosques de encino; sin embargo, no se han disminuido las tasas de deforestación (SEMARNAT 2010). Las acciones de reforestación generalmente presentan bajas tasas de supervivencia y en algunas ocasiones las especies utilizadas no son las más adecuadas, alterando la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Cárdenas *et al.* 2013).

Los encinos están asociados a micorrizas arbusculares (HMA) y ectomicorrizas (HEM), las micorrizas pueden aumentar la absorción de nutrientes, incrementado la captura de fósforo (P), nitrógeno (N) y otros elementos (Allen 1991; Smith y Read 1997; Fisher y Jayachandran 2002; Smith *et al.* 2003; Pérez-Moreno y Read 2003; Querejeta *et al.* 2003), ya que pueden explorar una mayor superficie en el suelo a través de sus hifas. Además, influyen de manera importante procesos ecológicos, como la regulación de los ciclos del carbono en el suelo, la recuperación de las plantas frente a sequías (Valverde-Barrantes *et al.* 2018; Ficken y Warren, 2019), a través de la translocación del agua (Querejeta *et al.* 2003), resistencia a patógenos (Herrera *et al.* 1993; Schreiner *et al.* 1997; Wilson *et al.* 2009), y al estrés biótico y abiótico (Van der Heijden *et al.* 2008; Smith y Read 2008).

La asociación micorrízica tiene un efecto positivo en el establecimiento de las especies de *Quercus*, al influir en su supervivencia durante los primeros años, ya que promueve el crecimiento del sistema radical y la talla de las plántulas y brinzales (Smith y Read 1997; Vagen *et al.* 2006; Oliveira *et al.* 2012). Esto permite a las plántulas mejorar su estatus de salud y nutricional para enfrentar el estrés del sitio de plantación (Sousa-Alvina *et al.* 2014). Se ha reportado la presencia de hongos micorrízicos arbusculares y ectomicorrizas en plantas de *Quercus* en ambientes con perturbación y sitios conservados (Días *et al.* 2010). Durante los primeros meses de desarrollo se ha registrado una mayor afinidad a micorrizas arbusculares, las cuales posteriormente son desplazadas por ectomicorrizas (Lodge y Wentworth 1990). Además, se ha documentado que la simultaneidad de estos dos tipos de micorrizas representa un alto costo de carbono para la planta, principalmente si los nutrientes en el suelo son limitados (Fitter 1991; Smith y Smith 1996; Egerton-Warburton y Allen 2001). En las zonas perturbadas de los bosques templados se reduce la riqueza y diversidad de micorrizas (Dickie y Reich 2005; Menkis *et al.* 2012) y a mayor perturbación su potencial de inoculación disminuye (Piñon 2009). Esta limitación puede afectar el establecimiento y el crecimiento de las plántulas de encinos, tanto en la regeneración natural como de restauración asistida (Dickie *et al.* 2002; Cline *et al.* 2005; Dickie y Reich 2005; Luoma *et al.* 2006). Por ello, se ha propuesto que la asociación de hongos micorrízicos nativos tiene que ser contemplada en estrategias de reforestación, restauración y conservación de los bosques de encinos (Requena *et al.* 2001; Azcón-Aguilar *et al.* 2003; Lekberg y Helgason 2018).

En el presente estudio se analizó la diversidad y abundancia de hongos micorrízicos (arbusculares y ectomicorrízicos) y la colonización en cuatro especies de encinos, en sitios con distinto nivel de conservación, con el propósito de responder las siguientes preguntas: ¿La diversidad y riqueza de hongos micorrízicos arbusculares y ectomicorrízicos se modifica de acuerdo con el estado de conservación de un bosque de encinos? y ¿Cuál es patrón de colonización de los hongos micorrízicos arbusculares y hongos ectomicorrízicos en cuatro especies de encinos, establecidos en sitios con distinto estado de conservación? Esta información complementará el diseño de estrategias de propagación y establecimiento de encinos, que permitan favorecer la restauración, conservación y uso sustentable de estos ecosistemas.

2.2 Métodos

Sitio de estudio.

Este estudio se llevó a cabo en el bosque de encino de la comunidad Rancho “La Concepción” que está ubicada en la parte norte del municipio de San Felipe del Progreso; México, a 2920 msnm (19°41' 12.78" N; 99°59'16.03" O). Dicho municipio se encuentra dentro de la provincia fisiográfica del Eje Neovolcánico Transversal, con una temperatura promedio que va de los 10 a los 14 °C, con un intervalo de precipitación anual de 800 a 1100 mm, presenta un clima templado subhúmedo con lluvias y semifrío subhúmedo con lluvias en verano, el tipo de suelo dominante es luvisol (INEGI 2009). La vegetación dominante son los encinares, en los que se han reportado ocho especies de *Quercus*, destacando por su valor de importancia relativa *Q. rugosa*, *Q. crassipes*, *Q. conspersa* y *Q. glabrencens* (Ignacio-Ruiz *et al.* 2014).

Determinación de los sitios de muestreo y colecta de suelo.

Se seleccionaron tres sitios de muestreo con diferente grado de conservación: bosque conservado (50 años de no registrarse actividades de tala), bosque secundario (de 10 a 20 años sin actividades de tala) y un zacatonal (campo de cultivo con cinco años de abandono). En cada sitio se ubicaron dos cuadros de 10 x 10 m, en los cuales se colectaron cinco muestras de suelo del horizonte OH y A, cuatro en las esquinas y una en el centro del cuadro, con

nucleadores de metal de 20 cm de largo por 5 cm de diámetro (Piñón 2009). Las muestras se colocaron en bolsas de plásticos y se etiquetaron, para ser trasladadas al laboratorio donde se mantuvieron en refrigeración a 4°C.

Caracterización de la comunidad de hongos micorrízicos arbusculares (HMA).

Para la caracterización de los HMA las muestras se pasaron por un tamiz de 5 mm de apertura, para eliminar cualquier resto de hojarasca, piedras o raíces grandes, posteriormente se secaron a temperatura ambiente (Piñón 2009). Una vez secas, se pesaron 100 g de cada una de las muestras de suelo y se disgregaron en 500 ml de agua, el sobrenadante se pasó a tamices de 297, 119, 74 y 38 μm de apertura de malla, bajo el chorro de agua se recuperaron en tubos falcón 10ml de la muestra en el tamiz de 38 μm (Gerdemann y Nicolson 1963; INVAM 2018). A cada muestra recuperada se agregaron 10 ml de solución de sacarosa al 70 % y se centrifugaron a 2,000 rpm, durante dos minutos. La fracción líquida obtenida se pasó por el tamiz de 38 μm , el cual se lavó con agua corriente para eliminar los restos de sacarosa y se recuperaron 10 ml (INVAM 2018).

Se colocaron 3 ml de la muestra obtenida en papel filtro (Whatman G1, 10mm) sobre cajas Petri, para ser observadas bajo el microscopio estereoscópico. Las esporas de hongos micorrízicos se separaron manualmente y se cuantificaron en función de sus características morfológicas como color, tamaño, forma y presencia de hifa de sostén. Posteriormente se tiñeron con reactivo de Melzer cinco esporas (PVLG + reactivo de Melzer), por morfotipo y cinco sin reactivo de Melzer (solo PVLG), fueron montadas y fijadas en un portaobjetos (Piñón 2009; Álvarez-Sánchez *et al.* 2017; INVAM 2018).

Las preparaciones se observaron bajo el microscopio óptico (LEICA AICC50HD) con los objetivos de 40x y 100x para describir las características presentes en las esporas como: ornamentación de la pared externa, color, tamaño, presencia de paredes germinales, presencia y tipo de inserción de la hifa de sostén y reacción con el reactivo de Melzer. La identificación de morfoespecies se realizó por comparación, basadas en la Colección Internacional de Hongos Micorrizógenos Arbusculares (West Virginia University, W.V., USA: <http://invam.caf.wvu.edu>), considerando las descripciones de Schüßler y Walker (2010) y en algunos casos considerando las descripciones reportadas en “Department of Plant Pathology

of the Agricultural University of Szczecin”, Poland (<http://www.agro.ar.szczecin.pl/~jblaszkowski>).

Para estimar la diversidad de morfoespecies de HMA en cada uno de los sitios se utilizó el índice de Shannon (H) y el índice de equitabilidad de Pielou, con el software estadístico Past 3.0 y fueron comparados con un análisis de varianza (ANOVA; Álvarez-Sánchez *et al.* 2017; Hernández-Zamudio *et al.* 2017). Además, se calculó la diversidad beta a partir del recambio y anidamiento dentro y entre ambientes, mediante curvas de acumulación, índices de abundancias de especies, dendrogramas por reemplazo de especies y anidamiento, esto se calculó con el programa estadístico R (Calderón-Patrón *et al.* 2012). Para medir el esfuerzo de muestreo se utilizó Chao 1 cuyo objetivo es conocer el total de especies de una comunidad, mostrando el número de especies acumuladas conforme se aumenta el esfuerzo de muestreo, hasta un máximo donde no se registran nuevas especies (Hernández-Zamudio *et al.* 2017)

Determinación del porcentaje de colonización por HMA en encinos.

Se colectaron raíces finas de las especies de encinos de árboles de encino *Quercus crassipes*, *Q. conspersa*, *Q. rugosa* y *Q. glabrencia*, en dos sitios de contraste: bosque conservado y un sitio con etapa sucesional intermedio, la colecta de raíces se realizó en 10 individuos de cada una de las especies por sitio. Sólo se consideraron individuos juveniles, con una altura de 20 a 30 cm, con al menos 10 m de separación entre ellos. Se extrajeron la mayor cantidad posible de raíces finas, se retiró el exceso de suelo o agregados y se sumergieron en ácido acético (4 %) para conservarlas hasta su procesamiento en laboratorio (Aguilar-Chama *et al.* 2016). Posteriormente, cada una de las muestras se procesaron con la técnica de clareo y tinción de Koske y Gemma (1989). Una vez teñidas las preparaciones se colocaron 10 segmentos de raíz, de aproximadamente 1.5 cm de largo cada uno, en un portaobjetos, cada preparación fue aplastada colocando un segundo porta objetos sobre los segmentos de raíz y presionado suavemente con la goma de un lápiz para exponer el córtex de la raíz, se fijaron las preparaciones con PVLG colocando un cubre objetos, para posteriormente observarlas bajo el microscopio óptico y registrar la colonización por hongos micorrízicos, se pueden observar estructuras como hifas, esporas, vesículas y arbusculos (Aguilar-Chama *et al.* 2016). En total se montaron 10 segmentos de raíz en cada preparación y dos preparaciones por muestra por especie de encino, cada segmento de raíz se observó en tres puntos: arriba

en medio y abajo, en total 30 campos de observación y se tuvo el mismo número de campos observados para todas las especies, con el registro de las estructuras fúngicas observadas (presencia o ausencia por cada estructura) se obtuvo un porcentaje de colonización mediante la siguiente fórmula (Aguilar-Chama *et al.* 2016).

$$\% \text{ De colonización} = \frac{\text{No. de campos colonizados}}{\text{No. de campos totales}} \times 100$$

Recolección de cuerpos fructíferos de hongos ectomicorrízicos y determinación del porcentaje de colonización.

Se realizaron tres muestreos de hongos ectomicorrízicos en época de lluvias, durante los meses de agosto y septiembre de 2018, éste fue mediante dos transectos al azar de 4 por 300 metros, en los tres sitios, con el objetivo de registrar el mayor número posible de cuerpos fructíferos (Rangel *et al.* 2013). Los cuerpos fructíferos encontrados se colocaron en bolsas de papel de estraza, se etiquetaron indicando el sitio y fecha de colecta, para su posterior traslado a laboratorio, donde se colocaron en una estufa de sacado a 70°C durante tres días, posteriormente se determinaron taxonómicamente mediante claves especializadas de SEMARNAT (2007) y Rangel *et al.* (2013).

Cabe destacar que para los hongos ectomicorrízicos solo se reportó la diversidad en relación a presencia/ausencia de los mismos en cada uno de los sitios de muestreo. Para la determinación del porcentaje de colonización se tomaron las mismas raíces que se colectaron para el análisis de colonización el HMA, al igual que la fórmula para la determinación del porcentaje de colonización.

Análisis estadísticos

Los promedios de los porcentajes de colonización de HMA y ECM, entre especies y sitios, se compararon a través de un análisis de varianza utilizando el programa R version 3.3.1 (R Core Team, 2016). Se comprobó la homogeneidad de varianzas de los residuales y en los casos en los que no se cumplió este supuesto se modificó el modelo de varianza utilizando un factor aleatorio. En los casos en los que se registraron diferencias significativas se realizaron las pruebas de contraste de pares de promedios.

2.3 Resultados

Riqueza, abundancia y diversidad de esporas de HMA

En los tres sitios de estudio se registraron un total de 24 morfoespecies de micorrizas arbusculares (Tabla 1; Fig. 1), solo pudieron identificar 20, que pertenecen a cinco familias (Acaulosporaceae, Ambisporaceae, Claroideglomeraceae, Diversisporaceae y Glomeraceae). Las familias con mayor número de especies fueron: Glomeraceae y Acaulosporaceae con siete especies cada una, que corresponden al 29 % del total; seguidos por Ambisporaceae, Claroideglomeraceae, con dos especies (8 %); por último, la familia Diversisporaceae y el género *Sclerocystis* presentaron solo una especie (4 %). Las especies no determinadas representaron un 17 % del total de esporas registradas.

En el sitio conservado se registró la mayor riqueza de especies (17 morfoespecies) y la menor abundancia (Tabla 1); de manera contraria, en el bosque secundario y zacatonal se registraron los valores más bajos de riqueza y los valores más altos de abundancia de esporas (Tabla 1). La familia Glomeraceae presentó un total de 4065 esporas (56 %), seguida de Ambisporaceae con 1203 esporas (16.68 %), Acaulosporaceae con 956 (13 %). Las familias que representaron una menor abundancia de esporas fueron Claroideglomeraceae, Diversisporaceae, que junto con las formas del género *Sclerocystis* y los tipos no determinados, acumularon un total de 986 esporas que equivalen al 14 %. En los tres sitios se contabilizaron 7210 esporas, de las cuales, las esporas de *Funneliformis mosseae* representaron el 28 %, siendo más abundantes en pastizal y bosque secundario (Tabla 1). La segunda especie más abundante fue *Rhizophagus fasciculatus* en el bosque conservado y bosque secundario, con el 9 % de las esporas contabilizadas.

Tabla 1. Géneros y morfoespecies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) encontradas en tres sitios con distinto estado de conservación de un bosque de encino, en la comunidad Rancho la Concepción, San Felipe del Progreso, México.

Familia	Morfoespecie	Bosque Conservado	Bosque Secundario	Zacatonal
Acaulosporaceae	<i>Acaulospora alpina</i>	29	38	0
	<i>Acaulospora delicata</i>	67	28	119
	<i>Acaulospora</i> sp 1	185	101	0
	<i>Acaulospora</i> sp 2	56	211	69

	<i>Entrophospora infrequens</i>	0	0	37
	<i>Entrophospora nevadensis</i>	5	0	0
	<i>Entrophospora</i> sp	11	0	0
Ambisporaceae	<i>Ambispora brasilensis</i>	231	288	91
	<i>Ambispora</i> sp.1	180	281	132
Claroideoglomeraceae	<i>Claroideoglomerus etunicatum</i>	320	184	185
	<i>Claroideoglomerus</i> sp	0	16	0
Diversisporaceae	<i>Diversispora</i> sp	0	0	19
Glomeraceae	<i>Funneliformis caledonius</i>	323	77	169
	<i>Funneliformis geosporum</i>	46	31	0
	<i>Funneliformis mosseae</i>	391	878	1287
	<i>Glomus glomerulatum</i>	10	23	22
	<i>Glomus</i> sp1	0	0	14
	<i>Glomus tortuosum</i>	25	0	0
	<i>Rhizophagus fasciculatus</i>	365	306	98
Sclerocystis	<i>Esporocarpio-Sclerocystis</i>	23	0	172
ND	<i>ND-1-S2</i>	0	29	0
	<i>ND-1-S1</i>	15	0	0
	<i>ND-2-S2</i>	0	8	0
	<i>ND-1-S3</i>	0	0	15
	Total de esporas	2282	2499	2429

El sitio de bosque conservado presentó en valor de diversidad significativamente más alto, seguido por el bosque secundario y el zacatonal (Tabla 2; $F_{2,24} = 7.97$, $p < 0.0001$).

Tabla 2. Valores de diversidad de hongos micorrízicos arbusculares (HMA), encontradas en tres sitios con distinto estado de conservación de un bosque de encino, en la comunidad Rancho la Concepción, San Felipe del Progreso, México. Letras diferentes indican diferencias significativas entre sitios ($p \leq 0.05$).

Sitio	Shannon-H	Equitabilidad (Pielou)
Bosque conservado	2.304 (± 0.021) a	0.81
Bosque secundario	2.071 (± 0.034) b	0.76
Zacatonal	1.771 (± 0.046) c	0.67

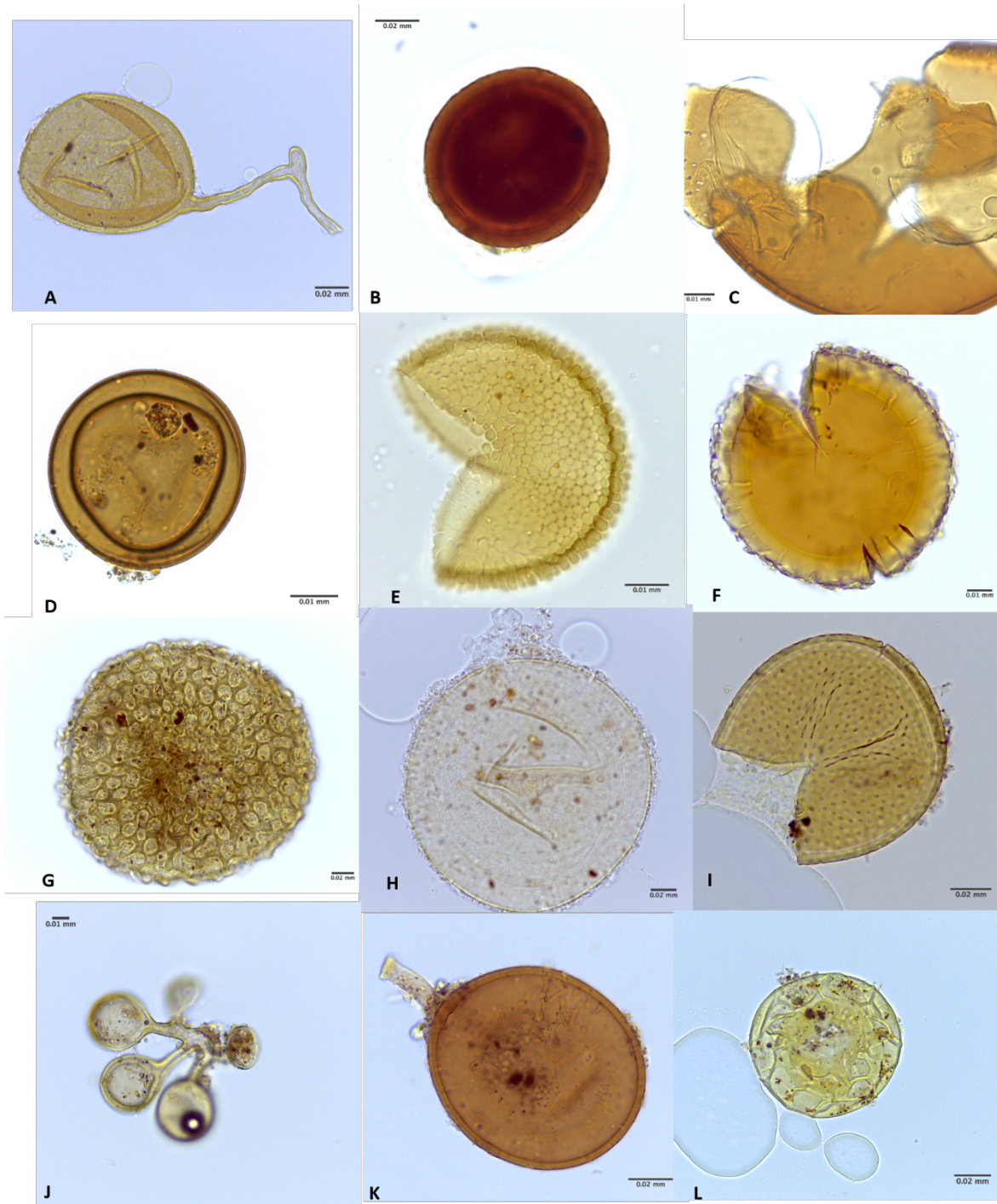


Figura 1. Morfoespecies de hongos micorrizógenos arbusculares dominantes por sitio. **A)** *Funneliformis mosseae*, **B)** *Rhizophagus fasciculatus*, **C)** *Funneliformis caledonius*, **D)** *Acaulospora sp.1*, **E)** *Ambispora brasiliensis*, **F)** *Ambispora sp1.*, **G)** *Acaulospora sp.2*, **H)** *Acaulospora delicata*, **I)** *Acaulospora alpina*, **J)** *Glomus glomerulatum*, **K)** *Funneliformis geosporum* y **L)** No determinado conservado.

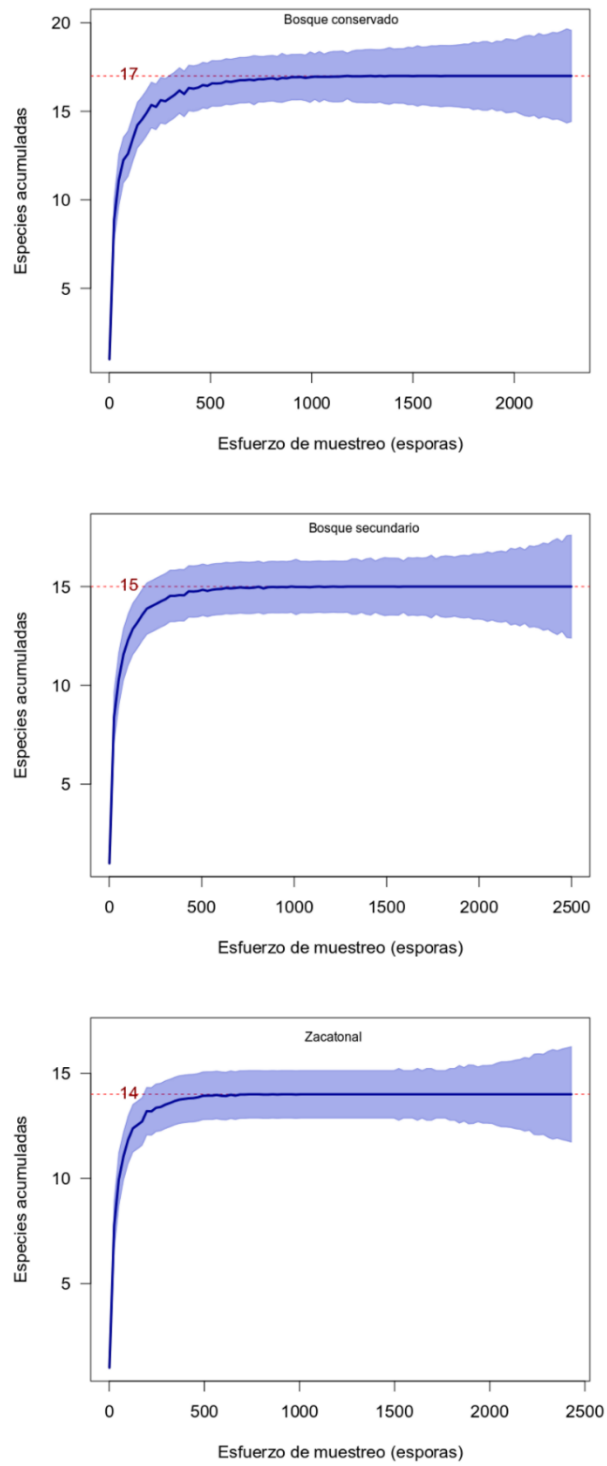


Figura 2. Esfuerzo de muestreo de las esporas contabilizadas en cada uno de los sitios y el total de morfoespecies encontradas para el bosque conservado, bosque secundario y el zacatonal en Rancho la Concepción, San Felipe del Progreso, Estado de México.

El esfuerzo de muestreo para los tres sitios de estudio fue adecuado, ya que en todos los sitios el número de esporas colectadas estuvo por encima del número de esporas necesario para representar el total de especies que estima el modelo Chao 1 (Fig. 2).

Al comparar el índice de abundancia de las morfoespecies con el rango de las mismas en cada sitio, el bosque conservado y el bosque secundario comparten 12 morfoespecies, de las cuales *Rhizopagus fasciculatus*, *Ambispora brasilensis*, *Funneliformis geosporum*, y *Acaulospora alpina* presentan una diferencia significativa en cuanto a la abundancia, el bosque conservado tiene cinco morfoespecies exclusivas (que no se comparten entre sitios) y el bosque secundario solo tres (Fig. 3). El bosque conservado y el zacatonal comparten 10 morfoespecies, hay siete morfoespecies exclusivas del bosque conservado y siete exclusivas del zacatonal (Fig. 4). El bosque secundario y el zacatonal, comparten nueve morfoespecies (Fig. 5), seis son exclusivas del bosque secundario y cinco del zacatonal, el sitio secundario es diferente en cuanto a las morfoespecies que se comparten.

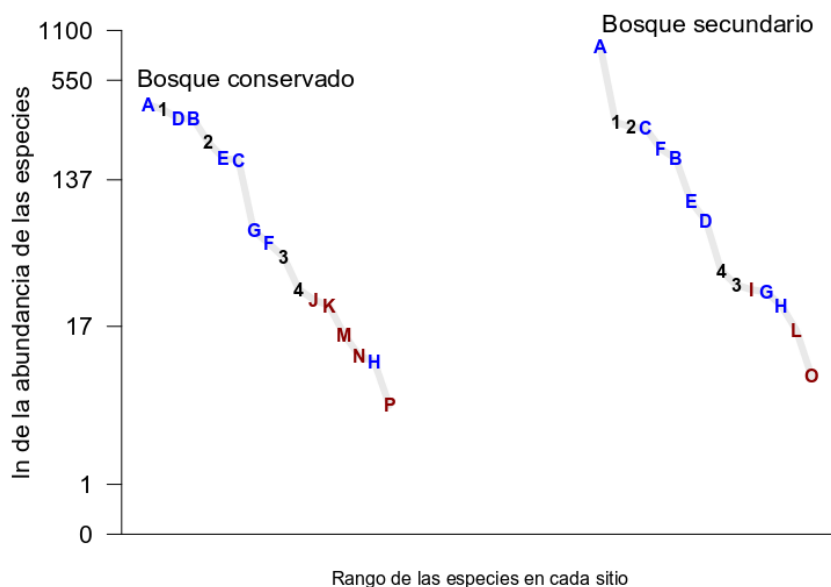


Figura 3. Análisis del índice de abundancia comparando con el rango de las especies entre bosque conservado y bosque secundario. A) *Funneliformis mosseae*, B) *Claroideoglopus etunicatum*, C) *Ambispora sp.1*, D) *Funneliformis caledonius*, E) *Acaulospora sp. 1*, F) *Acaulospora sp.2*, G) *Acaulospora delicata*, H) *Glomus glomerulatum*, I) ND S2-1, J) *Glomus tortuosum*, K) *Esporocarpo Sclerocystis*, L) *Claroideoglopus sp.*, M) ND Conservado, N) *Entrophospora sp.*, O) ND S2-2, P) *Entrophospora nevadensis*. 1) *Rhizopagus fasciculatus*, 2) *Ambispora brasilensis*, 3) *Funneliformis geosporum*, 4) *Acaulospora alpina*. Letras azules son especies que

se comparten, pero difieren significativamente entre los sitios, los números son especies que se comparten, pero sin variación significativa entre los sitios y las letras en guinda son las especies restringidas a un solo sitio.

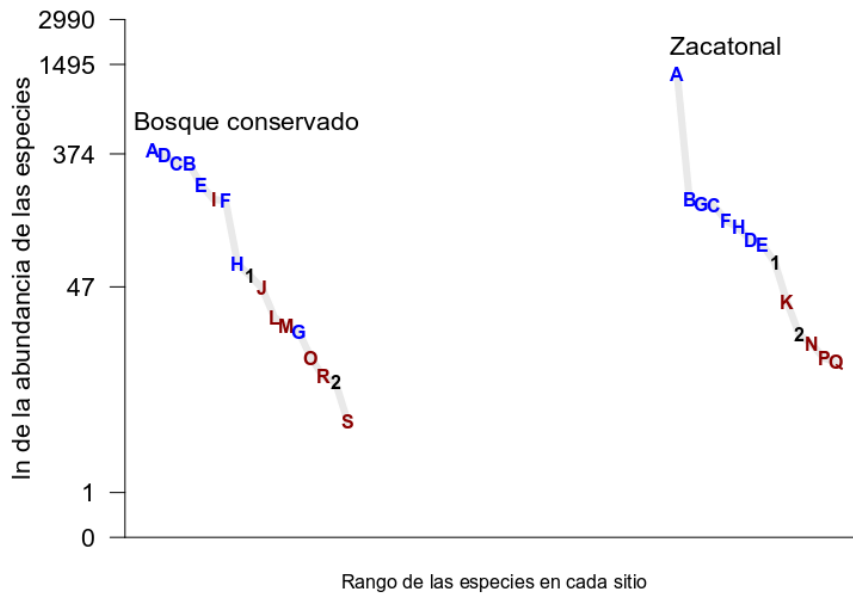


Figura 4. Análisis del índice de abundancia comparando con el rango de las especies entre el bosque conservado y zacatonal. A) *Funneliformis mosseae*, B) *Claroideoglobus etunicatum*, C) *Funneliformis caledonius*, D) *Rhizophagus fasciculatus*, E) *Ambispora brasilensis*, F) *Ambispora sp.1*, G) *Esporocarpo Sclerocystis*, H) *Acaulospora delicata*, I) *Acaulospora sp. 1*, J) *Funneliformis geosporum*, K) *Entrophospora infrequens*, L) *Acaulospora alpina*, M) *Glomus tortuosum*, N) *Diversispora sp.*, O) ND SI, P) ND Zacatonal, Q) *Glomus sp.1 (sinuosum)*, R) *Entrophospora sp.*, S) *Entrophospora nevadensis*. 1) *Acaulospora sp.2*, 2) *Glomus glomerulatum*. Letras azules son especies que se comparten, pero difieren significativamente entre los sitios, los números son especies que se comparten, pero sin variación significativa entre los sitios y las letras en guinda son las especies restringidas a un solo sitio.

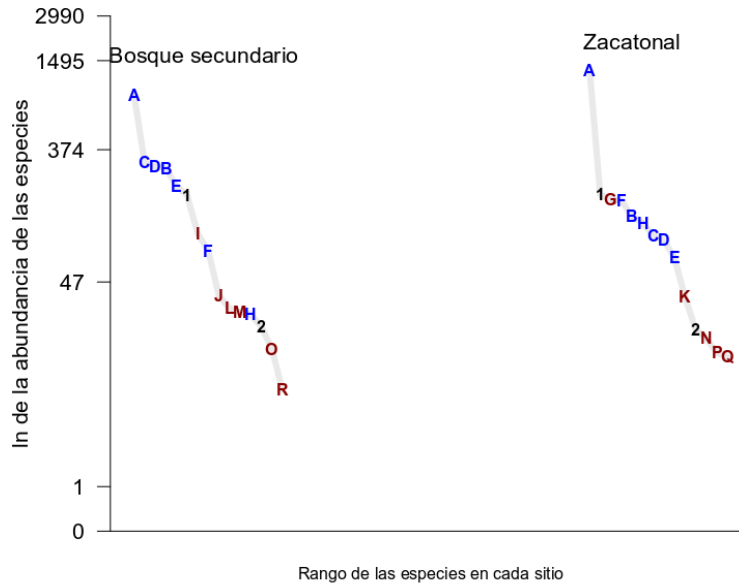


Figura 5. Análisis del índice de abundancia comparando con el rango de las especies entre el bosque secundario y zacatonal A) *Funneliformis mosseae*, B) *Ambispora sp.1*, C) *Rhizophagus fasciculatus*, D) *Ambispora brasilensis*, E) *Acaulospora sp.2*, F) *Funneliformis caledonius*, G) *Esporocarpo Sclerocystis*, H) *Acaulospora delicata*, I) *Acaulospora sp. 1*, J) *Acaulospora alpina*, K) *Entrophospora infrequens*, L) *Funneliformis geosporum*, M) ND Abandonado, N) *Diversispora sp.*, O) *Claroideoglo mus sp.*, P) ND Zacatonal, Q) *Glomus sp.1 (sinuosum)*, R) ND S2-2. 1) *Claroideoglo mus etunicatum*, 2) *Glomus glomerulatum*. Letras azules son especies que se comparten, pero difieren significativamente entre los sitios, los números son especies que se comparten, pero sin variación significativa entre los sitios y las letras en guinda son las especies restringidas a un solo sitio

Análisis de diversidad beta.

El bosque presenta una mayor heterogeneidad espacial, las unidades de muestreo presentan un porcentaje mayor de recambio de especies (Fig. 6). De manera contraria, en el zacatonal las unidades de muestreo tuvieron un porcentaje de recambio bajo. Para el caso del anidamiento de especies, los porcentajes son relativamente bajos para todas las unidades de muestreo de los tres sitios de estudio (Fig. 6).

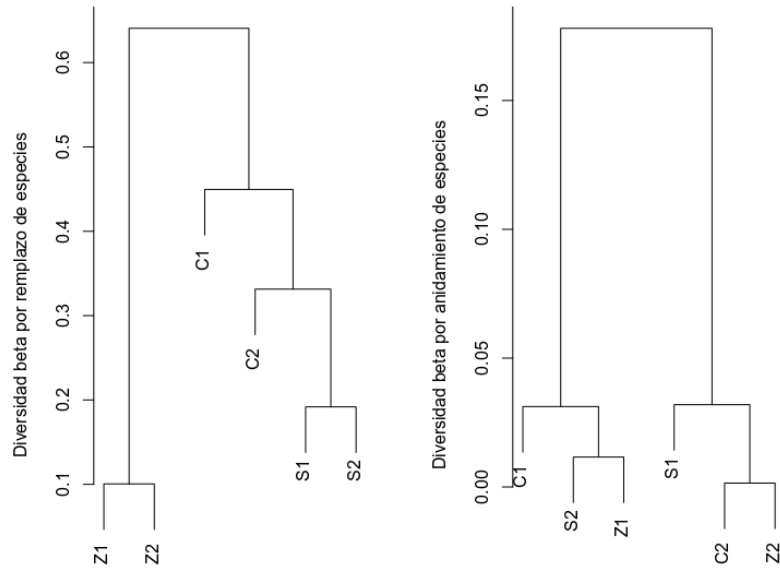


Figura 6. Análisis de diversidad beta por remplazo de spp. y anidamiento, por dos cuadrantes muestreados para cada sitio, C: Bosque conservado, S: Bosque secundario, Z: Zacatonal, 1: cuadro 1 y 2: cuadro 2.

En la mayoría de las comparaciones entre unidades de muestreo hay un recambio de especies mayor al 20% (Fig. 7). El recambio más alto se registró entre el cuadro uno del bosque conservado y en los cuadros uno y dos del zacatonal. De manera contraria, los valores de recambio más bajos se registraron en las comparaciones entre unidades de muestreo de bosque secundario y zacatonal (Fig. 7).

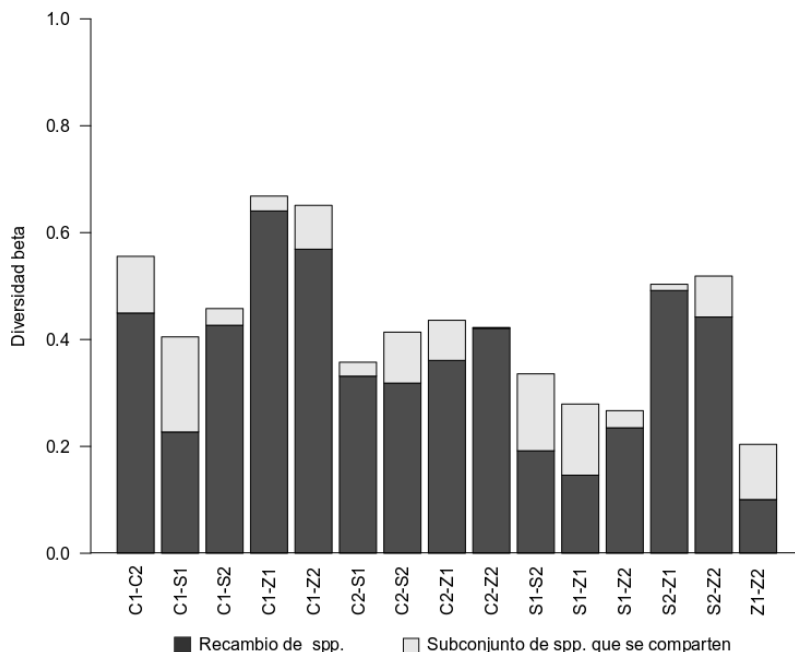


Figura 7. Comparación de diversidad beta por los subconjuntos de especies que se remplazan y se comparten por cuadros en cada uno los sitios, C: Bosque conservado, S: Bosque secundario, Z: Zacatonal, 1: cuadro 1 y 2: cuadro 2.

Colonización de raíces de plántulas de encinos por HMA.

Para las cuatro especies, en el bosque conservado se presentaron los porcentajes de colonización de hifas más altos, pero solo hubo diferencias significativas entre sitios, en las especies *Quercus crassipes* y *Q. rugosa* (Fig. 8a; $F_{4,143} = 12.86$, $p < 0.0001$). *Q. crassipes* presentó el porcentaje de colonización más alto en el bosque conservado, seguida de *Q. glabrencens*. Los porcentajes más altos de colonización por vesículas se encontraron en el bosque conservado, pero solo en *Q. glabrencens* y *Q. crassipes* hubo diferencias significativas entre sitios (Fig. 8b; $F_{4,143} = 32.96$, $p < 0.001$). La colonización total fue mayor en el bosque conservado para cada una de las especies, pero solo fue significativa en *Q. crassipes* y *Q. rugosa* (Fig. 8c; $F_{4,143} = 32.90$, $p < 0.0001$), cabe destacar que la colonización observada para todas las estructuras fúngicas en *Q. conspersa* no mostró diferencias significativas entre los sitios.

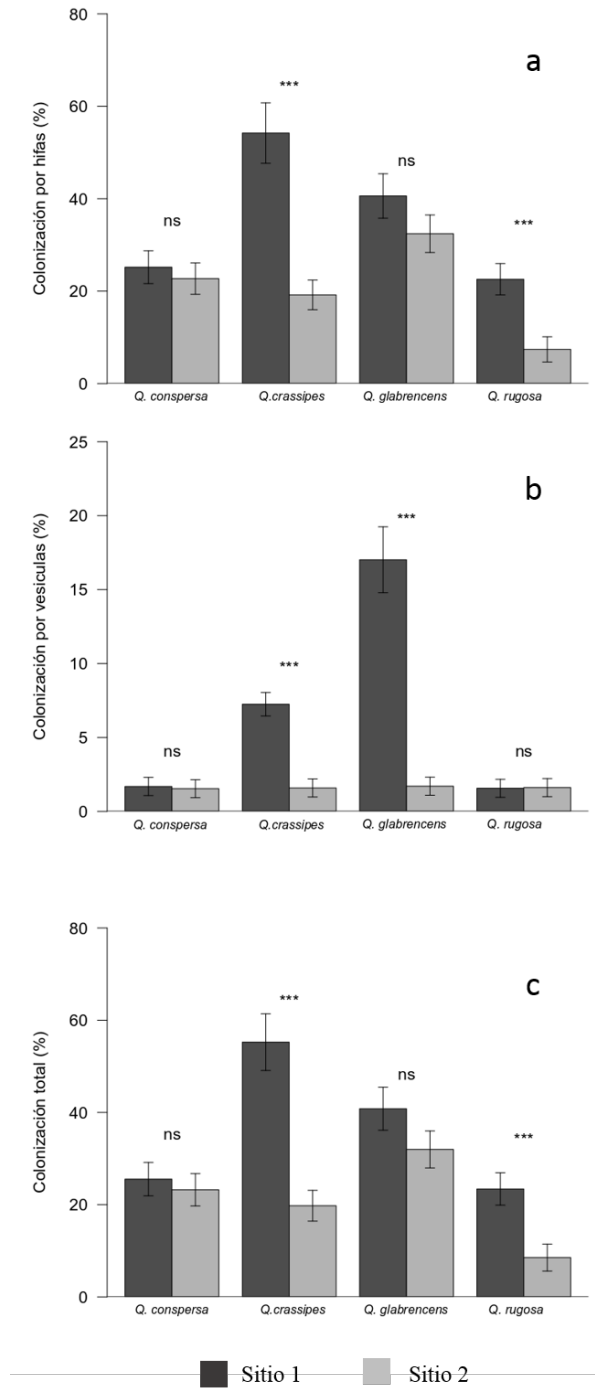


Figura 8. Porcentaje de colonización por hifas (a), vesículas (b) y colonización total (c) de plántulas de *Quercus conspersa*, *Q. crassipes*, *Q. glabrencens* y *Q. rugosa*, en el bosque conservado y el bosque secundario, de la comunidad de Rancho La Concepción, San Felipe del Progreso, México, ns: no hay diferencias significativas, *: $p \leq 0.1$, **: $p \leq 0.01$ y ***: $p \leq 0.001$. Sitio 1 Bosque conservado, Sitio 2 Bosque secundario.

Diversidad de hongos ectomicorrízicos (HEM).

Se encontraron un total de 32 especies de hongos ectomicorrízicos (Tabla 3), pertenecientes a 18 géneros. En el bosque conservado se encontraron 31 especies, de las cuales el género *Amanita* fue el que presentó el mayor número de especies (nueve), que equivale al 30 % del total; seguida por el género *Russula* (seis especies, 20 %). Para el bosque secundario se encontraron 15 especies, las cuales se comparten con el bosque conservado en su totalidad siendo el género *Russula* con la mayor riqueza (cinco especies), equivalente al 33 %, seguida del género *Amanita* (cuatro especies), equivalentes al 27 %. En el zacatonal solo se encontró una especie, *Morchella sp.*, que no estuvo presente en ninguno de los otros sitios.

Tabla 3. Géneros y especies de hongos ectomicorrízicos (HEM) encontradas en tres sitios con distinto gradiente de conservación de un bosque de encino, de la comunidad Rancho la Concepción, San Felipe del Progreso, México.

Género	Especie	Bosque conservado	Bosque secundario	Zacatonal
<i>Amanita</i>	<i>Amanita fulva</i>	1	1	0
	<i>Amanita nauseosa</i>	1	0	0
	<i>Amanita ravenelii</i>	1	1	0
	<i>Amanita rubencens</i>	1	0	0
	<i>Amanita sp. 1</i>	1	0	0
	<i>Amanita sp. 2</i>	1	0	0
	<i>Amanita sp. 3</i>	1	0	0
	<i>Amanita sp. 4</i>	1	1	0
	<i>Amanita vaginata</i>	1	1	0
<i>Boletus</i>	<i>Boletus sp.</i>	1	1	0
<i>Cantharellus</i>	<i>Cantharellus cibarius</i>	1	0	0
<i>Clavariadelphus</i>	<i>Clavariadelphus truncatus</i>	1	1	0
<i>Cortinarius</i>	<i>Cortinarius sp.</i>	1	0	0
<i>Geastrum</i>	<i>Geastrum saccatum</i>	1	1	0
<i>Inocybe</i>	<i>Inocybe sp. 1</i>	1	0	0
	<i>Inocybe sp. 2</i>	1	0	0
<i>Laccaria</i>	<i>laccaria sp.</i>	1	1	0
<i>Lactarius</i>	<i>Lactarius sp.</i>	1	1	0
<i>Lepiota</i>	<i>Lepiota clypeolaria</i>	1	0	0

<i>Lycoperdon</i>	<i>Lycoperdon perlatum</i>	1	1	0
<i>Cordycops</i>	<i>Cordycops ophioglossioides</i>	1	0	0
<i>Hygrophorus</i>	<i>Hygrophorus sp.</i>	1	0	0
<i>Morchella</i>	<i>Morchella sp.</i>	0	0	1
<i>Naematoloma</i>	<i>Naematoloma subviride</i>	1	0	0
<i>Ramaria</i>	<i>Ramaria sp.</i>	1	0	0
<i>Russula</i>	<i>Russula amoena</i>	1	0	0
	<i>Russula cyanoxantha</i>	1	1	0
	<i>Russula ematica</i>	1	1	0
	<i>Russula fragilis</i>	1	1	0
	<i>Russula lepida</i>	1	1	0
<i>Tricholoma</i>	<i>Russula lutacea</i>	1	1	0
	<i>Tricholoma flavovirens</i>	1	0	0
	Total de especies	31	15	1

Colonización de raíces de plántulas de encinos por HEM.

Las especies *Quercus conspersa* y *Q. glabrencens* presentaron el mayor porcentaje de colonización por hongos ectomicorrízicos, siendo significativamente mayor en el bosque conservado (Fig. 9; $F_{4,143} = 4.66$, $p < 0.001$). Las especies *Quercus crassipes* y *Q. rugosa* tuvieron mayor porcentaje de colonización en el bosque secundario; pero esta diferencia en la colonización solo fue significativa para *Q. rugosa*, a pesar de que *Q. crassipes* presentó en los dos sitios un mayor porcentaje de colonización en comparación con las otras especies. Además, esta especie fue la que presentó el mayor porcentaje de colonización tanto por HMA y HEM.

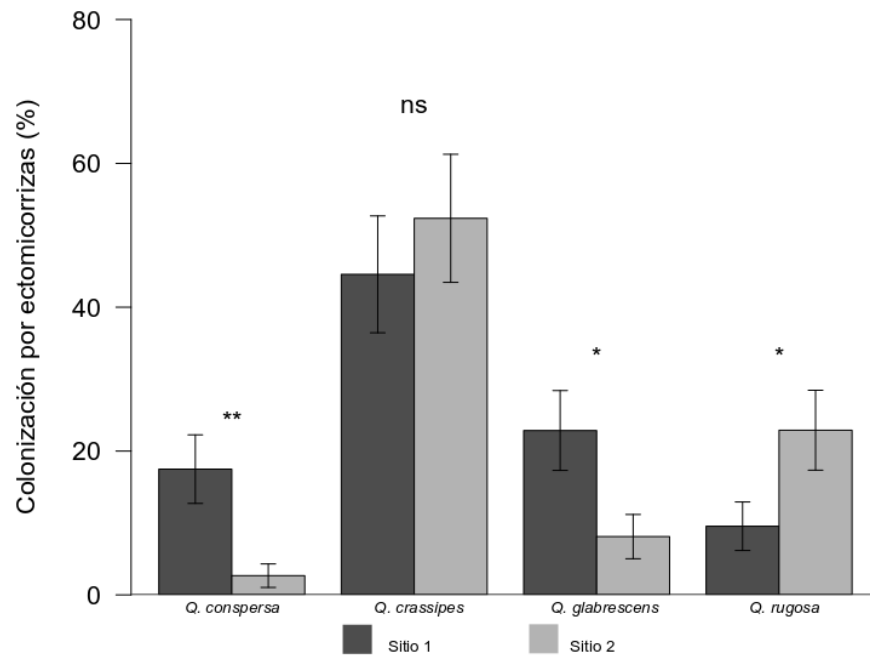


Figura 9. Porcentaje de colonización en plántulas de *Quercus conspersa*, *Q. crassipes*, *Q. glabrescens* y *Q. rugosa* por ectomicorrizas, en el bosque conservado y el bosque secundario, de la comunidad de Rancho La Concepción, San Felipe del Progreso, México, ns: no hay diferencias significativas, *: $p \leq 0.1$ y **: $p \leq 0.001$, Sitio 1: bosque conservado y Sitio 2: bosque secundario.

2.4 Discusión.

En México, los bosques de encino ocupan más de 16 millones de hectáreas, distribuidos principalmente en zonas montañosas (Sánchez *et al.* 2009, Challenger y Soberón 2008). A pesar de la importancia de estos bosques, más de la mitad de la superficie ha sido transformado (Sánchez *et al.* 2009). Una de las alternativas para recuperar el funcionamiento original de este ecosistema, es a través de acciones activas de restauración y el uso de micorrizas arbusculares (HMA) y ectomicorrizas (HEM) nativas para favorecer el establecimiento de plántulas de encino (Requena *et al.* 2001; Fisher y Jayachandran 2002). Sin embargo, es necesario conocer aspectos básicos de la ecología de los hongos micorrízicos, como los factores que determinan sus patrones de diversidad y distribución en los bosques de encinos, así como las variables que influyen en sus interacciones con *Quercus*. Los resultados de este estudio muestran una relación entre la riqueza y diversidad de hongos

micorrízicos arbusculares y ectomicorrízicos en función del grado de conservación de las comunidades vegetales; sin embargo, no existe un patrón de colonización en las cuatro especies de *Quercus* asociado al estado de conservación de los sitios de estudio.

A nivel mundial se han descrito entre 240 y 260 morfoespecies de HMA (Schüßler y Walker 2010; Eun-Hwa *et al.* 2013), para México se han reportado 143 especies, lo que representa un 48 % de las especies descritas a nivel mundial para Glomeromycota (Varela-Fregoso *et al.* 2017). Las 24 morfoespecies de HMA reportadas en este estudio corresponden al 9.2 y 22 % de las registradas a nivel mundial y nacional, respectivamente. Esta riqueza es más alta a la reportada para otras comunidades de encinos, en las cuales se describen entre 6 y 10 morfoespecies (Douhan *et al.* 2005; Öpik *et al.* 2006; Olivera-Morales *et al.* 2011), aunque el esfuerzo de muestreo realizado en este estudio fue mayor. De manera general, los patrones de riqueza y diversidad de HMA muestran que en las zonas tropicales se registra la mayor riqueza (Read 1994), en algunos ecosistemas se han reportado más de 60 morfoespecies de HMA (Chimal-Sánchez *et al.* 2015; Davidson *et al.* 2015; Álvarez-Sánchez *et al.* 2017). En este estudio la familia Glomeraceae fue la que presentó mayor diversidad de especies. Esta familia tiene una amplia distribución y adaptación en diferentes tipos de suelo y condiciones edáficas (Raya-Montaño *et al.* 2019). De manera particular, géneros como *Glomus* y *Funeriformes* son considerados como generalistas, que se distribuyen en una amplia gama condiciones edáficas (Clark, 1997; Pringle y Bever 2002; Giovannetti 2000; Oehl *et al.* 2010) y fueron los géneros más diversos y abundantes que se registraron en este estudio. Por otro lado, la segunda familia que se registró con más especies fue Acaulosporaceae, la cual ha sido reportada con más especies en bosques de encinos (Douhan *et al.* 2005; Öpik *et al.* 2006; Olivera-Morales *et al.* 2011; Varela-Fregoso *et al.* 2017).

En este estudio se registró una relación negativa entre la diversidad y la abundancia de esporas de hongos micorrízicos arbusculares, asociada al nivel de conservación de cada comunidad. La mayor diversidad se encontró en el bosque conservado, pero hubo una menor abundancia. Se ha reportado que la mayor abundancia de esporas se presenta en sitios con menor desarrollo sucesional. Generalmente, en estos lugares existe una dominancia de especies herbáceas, que desarrollan sistemas radiculares muy abundantes; por lo tanto, los HMA cuentan con una mayor disponibilidad de raíces para desarrollarse y obtener recursos

(Lovelock *et al.* 2003; Stürmer y Siqueira 2010). Esto favorece el desarrollo de algunas especies de hongos micorrízicos (*e. g. Funneliformis mosseae*) e incrementan su esporulación. Esto podría explicar parcialmente la abundancia de esporas registradas en el bosque secundario y en zacatonal, en nuestro estudio *Funneliformis mosseae* presentó el mayor número de esporas en este sitio. Se ha reportado que las esporas esta especie son muy abundantes en suelos de uso agrícola y reacciona positivamente a pH alto, pero decrece su abundancia cuando se registra una mayor riqueza de especies vegetales (Oehl *et al.* 2010). La reducción de la riqueza HMA puede estar asociada con las prácticas de manejo del suelo, ya que si son muy intensas pueden reducir la riqueza de especies de HMA (Helgason *et al.* 1998; Daniell *et al.* 2001; Owen *et al.* 2009; Oehl *et al.* 2010), puesto que son sensibles a los disturbios naturales o antropogénicos, que alteran la estructura del suelo y la disponibilidad de nutrientes del suelo como el N y P (Helgason *et al.* 1998; Daniell *et al.* 2001; Alguacil *et al.* 2008; Oehl *et al.* 2010).

Otro aspecto que puede explicar los cambios en la riqueza y diversidad de HMA en nuestro estudio es la disponibilidad de nutrientes en el suelo, principalmente de fósforo (van Der Heijden *et al.* 2004; Peña-Claros *et al.* 2012; Chapin III *et al.* 2011; Ditt *et al.* 2010). De manera particular, la disponibilidad del P en el suelo es un factor determinante en el establecimiento de la relación micorrízica (Sieverding 1984; Janos 1996; Bhatia *et al.* 1996; Peña-Venegas 2007). Las concentraciones totales y las fracciones de P en el suelo decrecen en bosques templados secundarios y sitios manejados con fines agrícolas (Redel *et al.* 2008; Cherubin *et al.* 2016). Esto puede reducir la riqueza de HMA, debido a que estos hongos no pueden solubilizar los fosfatos ligados a hierro y aluminio (Peña-Venegas 2007), fracciones abundantes en andosoles con pH ácidos y con un alto nivel de manejo agrícola (Peña 2013). El uso agrícola intensivo afecta negativamente la diversidad y abundancia de HMA en distintos tipos de suelo como regosoles, luvisoles, cambisoles, fluvisoles y leptosoles (Oehl *et al.* 2003, 2005, 2010).

El clima, los tipos de vegetación y las propiedades del suelo (la textura del suelo, contenido de materia orgánica y humedad, el pH y la disponibilidad de N y P), afectan la distribución espacial de las especies de HMA (Feitosa de Souza y Freitas 2017; van der Hiejden *et al.* 1998) como podría ser el caso de los sitios de estudios en los que se trabajó. Por lo que, la

riqueza de especies puede estar relacionada con las respuestas de los HMA a las condiciones ambientales locales y mostrar un alto recambio espacial (Davidson *et al.* 2015), como se registró en este estudio. Las interacciones micorrízicas en el suelo, son un factor determinante en la composición y riqueza de las comunidades vegetales, existe una relación positiva entre la diversidad de HMA, la diversidad y productividad vegetal (van der Hiejden *et al.* 1998, Rodríguez-Loinaz *et al.* 2008; Tedersoo *et al.* 2020). En general, la heterogeneidad biótica y abiótica, en escales locales, puede generar una diversidad de nichos para las plantas con diferentes características funcionales y sus simbioses (Eviner y Chapin 2003; van der Heijden *et al.* 2015; Tedersoo *et al.* 2020). Esta heterogeneidad ambiental, en donde la diversidad biótica es relevante, podría explicar el porque la diversidad beta de HMA fue mayor en el bosque y disminuye en las comunidades secundarias y el zacatonal, en las cuales la diversidad de plantas se reduce.

La riqueza de HEM fue más alta en el bosque conservado en comparación con las comunidades secundarias y el zacatonal, esto puede explicarse porque que estos hongos están asociados principalmente a especies arbóreas (Carrera-Nieva y López-Ríos, 2004; Tedersoo *et al.* 2020). En caso de los HEM, se ha encontrado que la preferencia de la planta hospedera puede jugar un papel importante en la estructuración de las comunidades de HEM (Morris *et al.* 2009; Tedersoo *et al.* 2020). Por ello, en los sitios donde existan más árboles hospederos para HEM se incrementará su diversidad. En nuestro estudio las familias *Russulaceae*, *Amanitaceae* fueron las más diversas, las cuales junto con *Thelephoraceae*, *Boletaceae*, *Tuberaceae* son las mejor representadas en los bosques de encinos (Walker y Miller, 2002; Murat *et al.* 2005)

Los HEM mejoran la capacidad de la planta para la adquisición de nutrimentos minerales y agua del suelo (Egerton-Warburton y Griffen 1995). En suelos limitados en fósforo, los cuales logran acumular ciertas formas orgánicas de este y nitrógeno, las ectomicorrizas permitirán un mayor acceso a estas fuentes de nutrientes (Smith y Read 2008). De manera particular, en andosoles y luvisoles con pH ácido (como los de los sitios de estudio, INEGI 2009), las fracciones de fosfatos asociados a hierro y aluminio son más abundantes (Peña 2013). En estos sitios las ectomicorrizas son muy importantes para la incrementar la disponibilidad de fósforo debido a que pueden solubilizar estos fosfatos y pueden favorecer

la descomposición de compuestos orgánicos (Smith y Read 2008; Tedersoo *et al.* 2020). Por ello, la presencia de HEM es fundamental para crecimiento de los encinos (Olivera-Morales *et al.* 2011; Smith *et al.* 2007; Morris *et al.* 2008; Binion *et al.*,2008; Morris *et al.* 2009).

Otra característica edáfica que afecta la abundancia y diversidad de HEM es la concentración y disponibilidad de N (Morris *et al.* 2008; Tedersoo *et al.* 2008). Se ha reportado que el aumento de N puede disminuir la riqueza y cambiar la composición de las comunidades de HEM (Karen y Nylund, 1997; Fransson *et al.* 2000; Jonsson *et al.* 2000; Lilleskov *et al.* 2001; Peter *et al.* 2001). En los bosques de *Quercus*, los HEM son sensibles a los cambios en la deposición de N (Avis *et al.* 2008), por lo que en suelos donde la aplicación de fertilizantes nitrogenados es frecuente, la diversidad de HEM disminuye. En nuestro estudio, el zacatonal solo presentó una especie de HEM (*Morchella* sp), este sitio fue una zona de manejo agrícola (maíz) en la cual se fertilizaba con frecuencia.

En las cuatro especies de *Quercus* analizadas se registró la colonización de HMA y HEM; aunque no se encontró un patrón de colonización asociado al estado de conservación. La doble colonización en encinos es poco común (Egerton-Warburton y Allen, 2001; Olivera-Morales *et al.* 2011; Ignacio-Ruiz *et al.* 2014), se ha reportado principalmente en álamos, eucaliptos y hepáticas (Read *et al.* 2000; Schüssler 2000; Egerton-Warburton y Allen, 2001; Villarreal-Ruiz *et al.* 2004; Ligrone *et al.* 2007; Pressel *et al.* 2010). En encinos se ha demostrado que la colonización de HMA y HEM se asocia a un proceso de sucesión de los hongos micorrízicos (Egerton-Warburton y Allen 2001; Onguene y Kuyper 2001; Wagg *et al.* 2008). Los HMA tienen mayor impacto en el crecimiento de los juveniles; por ello, son más importantes en las etapas de establecimiento temprano (Jones y Smith 2004; van der Heijden 2004; Tedersoo *et al.* 2020), posteriormente cambian a HEM en etapas adultas (Egerton-Warburton y Allen 2001). El recambio en la colonización de hongos micorrízicos puede estar modulada por la competencia que se genera entre las especies de hongos con estrategias similares y los beneficios que obtiene la planta hospedera (Maherali y Klironomos 2007; Wagg *et al.* 2011). Se presume que la doble asociación podría generar un gasto de carbono muy alto para la plántula de hasta un 30 % (Egerton-Warburton y Allen 2001); por ello, en términos energéticos esta doble colonización no se mantiene durante ciclo de vida de la planta (Kranabetter 1999, Dickie *et al.* 2001). Es necesario comprender el papel que juegan

los HMA y HEM en la supervivencia y crecimiento de plántulas del género *Quercus* en distintos estados de conservación, así como el estudio de la colonización dual (la colonización de un individuo por ambos tipos de micorriza), debido a las implicaciones en las relaciones costo-beneficio para las plantas (Lodge 2000).

En las cuatro especies de *Quercus* estudiadas, los porcentajes totales de colonización intrarradical por HMA fueron más altos en el bosque conservado. Esto sugiere que se presenta una colonización micorrízica temprana, lo que podría favorecer en el establecimiento de estas especies (Jones y Smith 2004; van der Heijden 2004). Las micorrizas en estas etapas ayudan mejorar la nutrición y crecimiento de los brinzales, superar situaciones de estrés, soportar la presión por competencia con otras plantas y la depredación (Harley y Smith 1984; Dickie *et al.* 2004). Esto ha sido reportado para *Q. agrifolia* (Egerton-Warburton y Allen 2001), *Q. rubra* (Dickie *et al.* 2001) y *Q. ilex* (Días *et al.* 2010). La demanda de fósforo para las plantas es relativamente alta en etapas tempranas de su desarrollo y disminuye posteriormente. Por ello, se establecen patrones asociación de HMA-plantas ligados al tipo de suelo y condiciones ambientales, en función de sus atributos funcionales (van Der Heijden *et al.* 2004; Kivlin *et al.* 2011; Jin *et al.* 2012). La disponibilidad de P pueden ser un factor determinante para el establecimiento de plántulas de *Quercus*. Las raíces de las cuatro especies de encinos presentaron una mayor colonización por hifas, cuya función es la toma y transferencia de nutrientes del suelo hacia las plantas (Pérez-Luna, *et al.* 2019). Sin embargo, en *Q. glabrescens* se presentó un porcentaje de colonización alto por vesículas, estas se consideran almacenes de nutrimentos para el hongo (Aguilera-Gómez *et al.* 2007), que son afectados por los niveles nutrimentos del suelo, pH y temperatura (Peña 2013).

En nuestros resultados, las cuatro especies de encinos fueron colonizadas por HEM; *Q. crassipes* y *Q. rugosa* presentaron la mayor colonización en sitios secundarios, de manera particular se ha reportado que *Q. rugosa* es colonizada por hongos ectomicorrízicos (Dighton y Coleman, 1992; Olivera-Morales *et al.* 2011). Esta especie es muy abundante en sitios degradados, por lo que la colonización de HEM puede ser un factor para que esta especie sea abundante en estas zonas (Álvarez-Sánchez *et al.* 2007; Espelta *et al.* 2007; Bonfil y Trejo 2010). *Q. crassipes* presentó la mayor colonización tanto de HMA y HEM. Esto puede ser una de las características que favorezcan la abundancia de esta especie en los bosques de San

Felipe del Progreso. Esta especie es la más importante estructuralmente en las comunidades conservadas (Ignacio-Ruiz *et al.* 2014).

Los HEM son determinantes en la composición y estructura arbórea de los bosques templados (Tedersoo *et al.* 2020) y de manera particular en los bosques de encinos (Morris *et al.* 2009). Los HEM reducen la colonización de HMA en especies herbáceas vecinas; promoviendo la dominancia de especies de árboles asociados con HEM; reducen la germinación y crecimiento de plantas no hospederas a través de efectos alelopáticos; además de que protegen a las raíces de los árboles de ataques de patógenos (Tedersoo *et al.* 2020). Esto determina que bosques con mayor frecuencia de HEM se mantenga la dominancia de pocas especies o modominancia en muchos bosques templados (Allen *et al.* 1995; Tedersoo *et al.* 2020). Estos mecanismos de acción de los HEM deben ser considerados en los programas de restauración de los bosques de encinos. De manera particular en nuestro estudio, solo pudimos confirmar la asociación de HEM con las cuatro especies de *Quercus*; sin embargo, es necesario desarrollar investigación sobre el impacto de los HEM en la distribución y abundancia de estos encinos, en comunidades con distinto grado de conservación.

2.5 Consideraciones finales.

En este estudio se registraron cambios de la diversidad de HMA y HEM, así como en la abundancia HMA, asociados al gradiente de conservación de las comunidades de los bosques de encino. Estos hongos micorrízicos se reducen en zonas perturbadas (zacatonales), donde no hay condiciones para el establecimiento de encinos. La falta de reclutamiento de encinos en estas áreas podría relacionarse con la ausencia o baja densidad de micorrizas asociadas al establecimiento de plántulas del género *Quercus*.

En los tres sitios estudiados existe un alto recambio espacial de hongos micorrízicos, registrándose una mayor heterogeneidad de especies de HMA y HEM en el bosque conservado en comparación con zonas perturbadas. Por ello, es importante entender los mecanismos de interacción hongo-planta y su efecto en la coexistencia de las comunidades de plantas, así como el efecto de los diferentes tipos de disturbios y perturbaciones naturales y/o antrópicas en la interacción micorrízica y sus implicaciones en la dinámica de las comunidades vegetales (Álvarez-Sánchez *et al.* 2008; Camargo-Ricalde *et al.* 2012).

Varios estudios han propuesto que las micorrizas son relevantes en el establecimiento temprano de muchas especies arbóreas (Tedersoo *et al.* 2020). Esto coincide con los resultados de este trabajo, ya que se registró que los juveniles de las cuatro especies estudiadas están colonizados por HMA y HEM en el bosque conservado y secundario, sugiriendo que las micorrizas son importantes en primeras fases de desarrollo. Sin embargo, es necesario entender los patrones de variación temporal de hongos micorrízicos en la colonización dual, para conocer el impacto de los HAM y HEM en las fases de desarrollo de los encinos.

La mayoría de los estudios se han enfocado a evaluar el impacto de la asociación micorrízica en las plantas de interés agronómico, mientras que existe una cantidad muy reducida de estudios con especies arbóreas nativas en ecosistemas naturales (que representan el 10 % de especies vegetales de México; Hernández y Salas 2009; Camargo-Ricalde *et al.* 2012). Por lo que, es necesario incrementar los estudios en especies forestales como los encinos, que son muy relevantes en nuestro país. Además, gran parte de los estudios de diversidad y abundancia de micorrizas se han realizado en zonas desérticas y de bosques tropicales húmedos del país, por lo que es importante fomentar la investigación de las micorrizas en bosques templados, para evaluar sus efectos en las diferentes poblaciones de plantas silvestres que los integran.

Por último, es importante incrementar la investigación básica sobre la interacción hongos micorrízico-encinos, para entender los efectos de las especies de hongos sobre su crecimiento, supervivencia, establecimiento y tolerancia al estrés. Esta información favorecerá el diseño de estrategias de propagación de encinos en los programas de reforestación y restauración de los boques de *Quercus*.

Bibliografía

Agerer R (1991) Caracterización de Ectomicorrizas. En: Norris J R, Read y A K. Varma (Eds.) *Methods in microbiology* 23:25-74.

Aguilar-Chama A, Guevara R, Rocha S (2016) Herbivoría y micorrizas arbusculares en poblaciones naturales de *Datura Stramonium L.*: relación con la disponibilidad de nutrientes en el suelo. *Polibotánica* 41:49-65.

Aguilera-Gómez L, Olalde V, Arriaga-Contreras R (2007) Micorrizas arbusculares. *Ciencia Ergo Sum* 14:300-306.

Alguacil MM, Lumini E, Roldán A, Salinas-García JR, Bonfante P, Bianciotto V (2008). The impact of tillage practices on arbuscular mycorrhizal fungal diversity in subtropical crops. *Ecological Applications* 18:527-536.

Allen EB, Allen MF (1988) Facilitation of succession by the non mycotrophic colonizer *Salsola kali* (Chenopodiaceae) on a harsh site: effects of mycorrhizal fungi. *American Journal of Botany* 75:257-266.

Álvarez-Sánchez J, Monroy A (2008) Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus aplicaciones en la restauración. *Las prensas de la Ciencia*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias 3-8.

Álvarez-Sánchez J, Sánchez-Gallen I, Hernández-Cuevas L, Hernández-Oro L, Meli P (2017) Diversidad, abundancia y variación estacional en la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en la selva Lacandona, Chiapas, México. *Scientia Fungorum*. 45:37-51.

Arizaga S, Martínez-Cruz J, Salcedo-Cabrales M, Bello-González MA (2009) Manual de biodiversidad de encinos michoacanos, SEMARNAT. 12-143.

Avis TJ, Gravel V, Antoun H, Tweddell RJ (2008) Multifaceted beneficial effects of rhizosphere microorganisms on plant health and productivity. *Soil Biology & Biochemistry* 40: 1733-1740.

Azcón-Aguilar C, Palenzuela J, Roldan A, Bautista S, Vallejo R, Barea JM (2003) Analysis of the mycorrhizal potential in the rhizosphere of representative plant species from. *Applied Soil Ecology* 22:29–37.

Balvanera P (2012) Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Ecosistemas*. 21-1:136-147.

Bhatia NP, Sundari K, Adholeya A (1996) Diversity and selective dominance of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. In: K. G. Mukerji. *Concepts in Mycorrhizal Research*. Kluwer Academic Publishers. 133-178.

Binion DE, Stephenson SL, Roody WC, Burdsall HHr, Vasilyeva LN, Miller OK (2008) *Macrofungi Associated with Oaks of Eastern North America*. West Virginia University Press 467.

Bocco G, Mendoza M, Masera O (2001) La dinámica del cambio del uso del suelo en Michoacán. Una propuesta metodológica para el estudio de los procesos de deforestación. *Investigaciones Geográficas* 44:18-38.

Bonfil C, Trejo I (2010) Plant Propagation and the Ecological Restoration of Mexican Tropical Deciduous Forests. *Ecological Restoration* 28:369-376.

Bronstein JL (2009) The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology* 97:1160-1170.

Brundrett M, Bougher N, Dell B, Grove T, Malajczuk N (1996) *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture*. Australian centre for international agriculture research, Canberra. 346-347.

Brundrett MC (2002) Coevolution of root and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist* 154:275-304.

Buscot F, Much JC, Charcosset JY, Gardes M, Nehls U, Hammp R (2000) Recent advances in exploring physiology and biodiversity of ectomycorrhizas highlight the functioning of their symbioses in ecosystem, Federation og European Microbiological Societes. *Microbiology Reviews*, 24:601-614.

Calderón-Patrón J, Moreno C, Zuria I (2012) La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 879-891.

Campo J, Jaramillo VJ, Maass JM (1998) Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia*, 115:167–172.

Cárdenas-Camargo I, Rangel-Villafranco M, Eduarte-Jacinto M (2013) Relación comunidad-naturaleza, implicaciones de algunas actividades humanas sobre la estructura arbórea, en la comunidad indígena mazahua de San Nicolás Guadalupe, San Felipe del Progreso, Estado de México, México, *Naturaleza-Sociedad, reflexiones desde la complejidad*. Universidad Autónoma de Tlaxcala-CIIDER, México, pp. 246-256.

Carrera-Nieva A, López-Ríos GF (2004) Manejo y evaluación de ectomicorrizas en especies forestales *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 10:93-98.

Carrillo-García A, Leon de la Luz JL, Bashan Y, Bethlenfalvay GJ (1999) Nurse plants, mycorrhizae, and plant establishment in a disturbed area of the Sonoran Desert. *Restoration Ecology* 7:321–335.

Ceballos G, List R, Garduño G, López R, Muñozcano MJ, Collado E, Eivin J (2009) *Diversidad biológica del Estado de México, estudio de estado, gobierno del Estado de México*. 39-61.

CEPAL (2015) *El cambio climático y sus efectos en la biodiversidad en América Latina*. ONU, 22-29.

Céspedes SE, Moreno E (2010) Estimación de la pérdida de recurso forestal y su relación con la reforestación en las entidades federativas de México, *investigación ambiental*. 5-13.

Challenger A (1998) *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México, Pasado, presente y Futuro*. CONABIO, México DF.

Challenger A, Soberón J (2008) Los ecosistemas terrestres, en *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, 87-108.

Challenger A, Dirzo R (2009) Factores de cambio y estado de la biodiversidad, en *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. CONABIO, México 37-73

Cherubin MR, Karlen DL, Franco ALC (2016) Respuesta de calidad física del suelo a la expansión de la caña de azúcar en Brasil. *Geoderma*, 267:156-168.

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

Chapin III FS, Matson PA, Vitousek PM (2011). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology (II)*. New York: Springer.

Clark RB (1997) Arbuscular mycorrhizal adaption, spore germination, root colonization and host plant growth and mineral acquisition at low pH. *Plant and Soil* 192: 15-22.

Clark RB (2002) Los factores edáficos y la distribución de las plantas, p. 193-221. en M.R. Guariguata & G.H. Kattan (eds.). *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR, Cartago, Costa Rica.

Cuevas E, Lugo AE (1998) Dynamics of organic matter and nutrient return from litterfall in stands of ten tropical tree plantation species. *Forest Ecology and Management* 112: 263-279.

Daniell TJ, Husband R, Fitter AH, Young JPW (2001) Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising arable crops. *FEMS Microbiology Ecology* 36: 203-209

Davidson J, Moora M, Öpik A (2015) Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science* 349: 970-973.

De la paz C, Aguilar ML (1978) Diferencias morfológicas externas y anatómicas de la madera de encino blancos y rojos. Centro de documentación. Colegio de Postgraduados. 1-19

Dighton J, Coleman D (1992) Phosphorus relations of roots and mycorrhizas of *Rhododendron maximum* L. in the southern Appalachians, North Carolina. *Mycorrhiza*, 1:175-184.

Dias JM, Oliveira RS, Franco AR, Ritz K, Nunan N. (2010) Assessment of mycorrhizal colonisation and soil nutrients in unmanaged fire-impacted soils from two target restoration sites. *Spanish Journal of Agricultural Research* 1:86-95.

Dickie IA, Koide RT, Fayish AC (2001). Vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of *Quercus rubra* seedling. *New Phytologist* 151:257-264.

Dickie IA, Guza RC, Krazewski SE, Reich PB (2004) Shared ectomycorrhizal fungi between a herbaceous perennial (*Helianthemum bicknellii*) and oak (*Quercus*) seedlings. *New Phytologist* 164:375-382.

Dickie IA, Koide RT, Steiner KC (2002) Influences of established trees on mycorrhizas, nutrition, and growth of *Quercus rubra* seedlings. *Ecological Monographs* 72:505-521.

Dickie IA, Reich PB (2005) Ectomycorrhizal fungal communities at forest edges. *Journal of Ecology* 93:244–255.

Ditt EH, Mourato S, Ghazoul J, Knight J (2010). Forest conversion and provision of ecosystem services in the Brazilian Atlantic Forest. *Land Degradation & Development*, 21:591-603.

Douhan GW, Petersen C, Bledsoe CS, Rizzo DM (2005) Contrasting root associated fungi of three common oak-woodland plant species based on molecular identification: host specificity or non-specific amplification. *Mycorrhiza* 15:365-372.

Duivenvoorden JF (1996) Patterns of tree species richness in rain forest of the middle Caquetá area, Colombia, NW, Amazonia. *Biotropical* 28: 142-158.

Duivenvoorden JF, Duque A, Cavelier J, García A, Grandez C, Macías MJ, Romero-Saltos H, Sánchez M, Valencia R (2005). Density and diversity of plants in relation to soil nutrient reserves in well-drained upland forests in the north-western Amazonian basin. *K Danske Vidensk Selsk Biol Skr* 55: 25-35.

Egerton-Warburton LM, Griffin BJ (1995) Differential responses of *Pisolithus tinctorius* isolates to aluminium in vitro. *Canadian Journal of Botany* 73: 1229-1233.

Egerton-Warburton L, Allen MF (2001) Endo- and ectomycorrhizas in *Quercus Agrifolia* Nee. (Fagaceae): patterns of root colonization and effects on seedling growth. *Mycorrhiza*. 283-290.

Espigol R, De Aragón J, Fischer C (1999) Commercial inoculation of *Pinus sylvestris* seedlings with *Hygrophorus* Manalo y evaluación de latitabundus Britz for reforestation. Universidad de Lleida, Lleida, Spain.

Escobar M (2011) Vulnerabilidad de robles y encinos (*Quercus ssp.*) al cambio climático en la región del Yeguaré, Honduras, Universidad de Zamorano, Honduras.

Eun-Hwa L, Ju-Kyeong E, Kang-Hyeon K, Ahn-Heum E (2013) Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Their Roles in Ecosystems. *Mycobiology* 41(3): 121-125.

Eviner VT, Chapin FS (2003) Functional matrix: A conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review in Ecology, Evolution & Systematics* 34:455-485.

FAO (2015) Base referencial mundial del recurso suelo 2014, Sistema internacional de clasificación de suelos para la nomenclatura de suelos y la creación de leyendas de mapas de suelos. 175-177

Feitosa de Souza T, Freitas H (2017) Arbuscular mycorrhizal fungal community assembly in the Brazilian tropical seasonal dry forest. *Ecological Processes* 6:2-10.

Finzi AC, Canham CD, Van Breemen N (1998) Canopy tree soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations. *Ecol. Appl.* 8:447-454.

Fisher JB, Jayachandran K (2002) Arbuscular mycorrhizal fungi enhance seedling growth in two endangered plant species from South Florida, *International Journal of Plant Science* 163:559-566.

Fitter AH (1991) Costs and benefits of mycorrhizas. Implications for functioning under natural conditions. *Experientia* 47:50-355.

Flor A, Lucas P (1998). Conservar a flora de Portugal. Asocia-Vão Nacional de Conservavo da natureza *Quercus* y *Cidadae* de Leiria. Cámara Municipal. Portugal Gobierno del Estado de México. 1999. Programa de ordenamiento ecológico del territorio del estado de México 1999, Secretaria de Ecología, México. 274-279.

Fransson P, Taylor AS, Finlay RD (2000) Effects of continuous optimal fertilization on belowground EM community structure in a Norway spruce forest. *Tree. Physiology* 20: 59-606.

Garza F, Garcia J, Estrada E, Villalon. H (2002) Macromicetos, ectomicorrizas y cultivos de *Pinus culminicola* en Nuevo León. *Ciencia UANL* 2:204-210

Gerdemann JW, Nicolson TH (1963) Spores of mycorrhizal endogone species extracted from soil by wet-sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society* 46:235-244.

Granados-Sánchez D, López-Ríos GF, Hernández-García MA (2007) Ecología y silvicultura en bosques templados. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 13: 67-83.

Giovannetti M (2000) Spore germination and presymbiotic mycelial growth. In: Kapulnik Y, Douds DD (Eds.), *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 47-68.

Guzmán-González S, Farías-Larios J (2005) Biología y regulación molecular de la micorriza arbuscular. *Avances en Investigación Agropecuaria* 9: 17-31.

Harley JL, Smith SE (1984) *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, Londres.

van der Heiden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutiglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sander AR (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 68-72.

van der Heijden M, Scheublin T, Brader A (2004) Taxonomic and functional diversity in arbuscular mycorrhizal fungi – is there any relationship? *New Phytologist* 164: 201-204.

van der Heijden MGA (2004) Arbuscular mycorrhizal fungi as support systems for seedling establishment in grassland. *Ecology Letters* 7: 293-30.

van der Heijden MGA, Martin FM, Selosse MA, Sanders IR (2015) Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytologist* 205: 1406-1423.

Villegas M, Cifuentes J (2004) Las micorrizas en evolución de las plantas. *Ciencias* 73: 30-36.

Helgason T, Daniell TJ, Husband R, Fitter AH, Young JPW (1998) Ploughing up the wood-wide web? *Nature*, 394-431.

Hernández-Cuevas L, Guadarrama-Chávez P, Sánchez-Gallen I, Ramos-Zapata J (2008) Micorriza arbuscular. Colonización intraradical y extracción de esporas del suelo. En: Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus aplicaciones en la restauración. Las prensas de la Ciencia. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias. CDMX.

Hernández-Zamudio G, Sáenz-Mata J, Moreno-Reséndez A, Castañeda-Gaytán G, Ogaz A, Carballar-Hernández S, Hernández-Cuevas L (2017) Dinámica de la diversidad temporal de los hongos micorrícicos arbusculares de *Larrea tridentata* (Sesse & Mocino ex DC) Coville en un ecosistema semiárido. *Revista Argentina de Microbiología*. 1-10.

Hernández W, Salas E (2009) La inoculación con *Glomus fasciculatum* en el crecimiento de cuatro especies forestales en vivero y campo. *Agronomía Costarricense* 33:17-30.

Herrera MA, Salamanca CP, Barea JM (1993) Inoculation of woody legumes with selected arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia to recover desertified Mediterranean ecosystems. *Applied Environmental Microbiology* 59:129-133.

Ignacio-Ruiz N, Rangel-Villafranco M, Cárdenas-Camargo I (2014) Estructura del bosque y propagación de dos especies de encinos con micorrizas en el Estado de México. *Revista Iberoamericana de ciencias*. 1: 37-146.

INEGI (2009) Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos: San Felipe del Progreso, México, INEGI 9.

Johnson NC, Tilman D, Wedin D (1992) Plant and soil controls on mycorrhizal communities. *Ecology* 73: 2034-2042.

Janos DP (1980) Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology* 61:151-162.

Janos DP (1996) Mycorrhizas, succession, and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. In: J. C. Frankland, N. Magan, G. M. Gadd (Eds). *Fungi and Environmental Change*. British Mycological Society, London.

Jin RC, Yang GF, Yu JJ, Zheng P 2012. The inhibition of the Anammox process: a review. *Chemical Engineering Journal* 197: 67-69.

Jonasson S, Michelsen A, Schmidt IK, Nielsen EV (1999) Responses in Microbes and Plants to Changed Temperature, Nutrient, and Light Regimes in the Arctic. *Ecology* 80:1828-1843.

Jones MD, Smith SE (2004) Exploring functional definitions of mycorrhizas: are mycorrhizas always mutualisms? *Canadian Journal of Botany* 82: 1089-1109.

Jonsson L, Dahlberg A, Brandrud TE (2000) Spatio-temporal distribution of an ectomycorrhizal community in an oligotrophic Swedish *Picea abies* forest subjected to experimental nitrogen addition: Above- and below-ground views. *Forest Ecology and Management* 132: 143-156.

Karen O, Nylund JE (1997) Effects of ammonium sulphate on the community structure and biomass of EMF in a Norway spruce stand in southwestern Sweden. *Canadian Journal of Botany* 75: 1628-1642.

Kaiser-Bunbury CN, Traveset A, Hansen DM (2010) Conservation and restoration of plant-animal mutualisms on oceanic islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 131-143.

Kernaghan G (2005) Mycorrhizal diversity: cause and effect. *Pedobiology* 49:511-520.

Kivlin S, Hawkes C, Tresedera K (2011) Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 2294-2303.

Koleff P, Urquiza-Haas T, Contreras B (2012) Prioridades de conservación de los bosques tropicales en México: reflexiones sobre su estado de conservación y manejo. *Ecosistemas* 21:6-20.

Koske R, Gemma J (1989) A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. *Mycological Research*, 92: 486-505.

Kranabetter JM (1999) The effect of refuge trees on a paper birch ectomycorrhiza community. *Canadian Journal of Botany*. 77:1523–1528.

Lekberg Y, Helgason T (2018) In situ mycorrhizal function – knowledge gaps and future directions. *New Phytologist* 220: 957-962.

Ligrone R, Carafa A, Lumini E, Bianciotto V, Bonfante P, Duckett JG (2007) Glomeromycotean associations in liverworts: a molecular cellular and taxonomic analysis. *American Journal of Botany* 94: 1756-1777.

Lilleskov EA, Fahey TJ, Lovett GM (2001) Ectomycorrhizal fungal aboveground community change over an atmospheric nitrogen deposition gradient. *Ecological Applications*. 11: 397-410.

Linderman RG (1992) VA mycorrhizae and soil microbial interactions. In: G.J. Bethlenfalvay and R.G. Linderman (eds) *Mycorrhizae in Sustainable Agriculture*, ASA Special Publication 54, Madison, USA. 45-70.

Lodge DJ, Wentworth TR (1990) Negative associations among VA-mycorrhizal fungi and some ectomycorrhizal fungi inhabiting the same root system. *Oikos* 57:347-356.

Lodge DJ (2000) Ecto- or arbuscular mycorrhizas – which are best? *New Phytologist* 146: 353-354.

Lovelock CE, Anderson K, Morton JB (2003) Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment. *Oecologia* 135:268-279.

Maherali H, Klironomos J (2007) Influence of Phylogeny on Fungal Community Assembly and Ecosystem Functioning. *Science* 316:1746-1748.

Medina JG, Tejero-Diez JD (2006) Flora y vegetación del parque estatal Atizapán-Valle Escondido, Estado de México, México. *Polibotánica* 21: 1-43.

Menkis A, Lygis V, Burokiene D, Vasaitis R (2012) Establishment of ecto-mycorrhiza inoculated *Pinus sylvestris* seedlings on coastal dunes following a forest fire. *Baltic Forestry* 18: 33-40.

Monárrez-González JC, Pérez-Verdín G, López-González C, Márquez-Linares MA, González-Elizondo MS (2018) Efecto del manejo forestal sobre algunos servicios ecosistémicos en los bosques templados de México. *Madera y Bosques* 24: 1-16.

Morris MH, Smith ME, Rizzo DM, Rejmanek M, Bledsoe CS (2008) Contrasting ectomycorrhizal fungal communities on the roots of co-occurring oaks (*Quercus spp.*) in a California woodland. *New Phytologist* 178: 167-176.

Morris MH, Perez-Perez MA, Smith ME, Bledsoe CS (2009) Influence of host species on ectomycorrhizal communities associated with two co-occurring oaks (*Quercus spp.*) in a tropical cloud forest. *FEMS Microbiol Ecol* 69: 274-287.

Murat C, Vizzini A, Bonfante P, Mello A (2005) Morphological and molecular typing of the below-ground fungal community in a natural *Tuber magnatum* truffle-ground. *FEMS Microbiol Lett* 245: 307-313.

Oehl F, Wiemken A, Sieverding E (2003) *Glomus aureum*, a new sporocarpic arbuscular mycorrhizal fungal species from European grasslands. *Journal of Applied Botany* 77: 111-115.

Oehl F, Sieverding E, Ineichen K, Ris EA, Boller T, Wiemken A (2005) Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi at different soil depths in extensively and intensively managed agroecosystems. *New Phytologist* 165: 273-283.

Oehl F, Sieverding E, Ineichen K, Mäder P, Wiemken A, Boller T (2009) Distinct sporulation dynamics of arbuscular mycorrhizal fungal communities from different agroecosystems in long-term microcosms. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 134: 257-268.

Oehl F, Laczko E, Bogenrieder A, Stahr K, Bösch R, van der Heijden M, Sieverding E (2010) Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities *Soil Biology & Biochemistry* 42: 724-738.

Olivera-Morales D, Castillo-Argüero S, Guadarrama P, Ramos-Zapata J, Álvarez-Sánchez, J, Hernández-Cuevas L (2011) Establecimiento de plántulas de *Quercus rugosa* née inoculadas con hongos micorrizógenos arbusculares en un bosque templado de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 89: 115-121.

Onguene NA, Kuyper TW (2001) Mycorrhizal associations in the rain forest of South Cameroon. *Forest Ecology and Management* 140: 277-287.

Õpik M, Moora M, Liira J, Zobel M (2006) Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology* 94:778-790.

Orozco HE, Pena V, Franco R, Pineda N (2004) Atlas Agrario Ejidal del Estado de México, Cuadernos de Investigación, 34:1-50.

Owen SM, Sieg CH, Gehring CA, Bowker MA (2009) Above and belowground responses to tree thinning depend on the treatment of tree debris. *Forest Ecology and Management* 259:71-80.

Oziegbe M, Muoghalu J, Oke S (2011) Litterfall, precipitation and nutrient fluxes in a secondary lowland rain forest in Ilesha, Nigeria. *Acta Botanica Brasilica* 25:664-671.

Peter M, Ayer F, 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.

Peterson RL, Massicotte HB, Melville LH (2004) *Mycorrhizas: Anatomy and cell biology*. National Research Council of Canada, Ottawa, Canada.

Peña-Claros M, Poorter L, Alarcón A, Blate G, Choque U, Fredericksen TS, Toledo M (2012) Soil Effects on Forest Structure and Diversity in a Moist and a Dry Tropical Forest. *Biotropica*, 44:276-283.

Peña-Venegas P, Cardona GI, Arguelles JH, Arcos A (2007) Micorrizas Arbusculares del Sur de la Amazonia Colombiana y su Relación con Algunos Factores Físicoquímicos y Biológicos del Suelo Claro. *Acta Amazonica* 37(3):327-326.

Peña V (2013) Dinámica de la calidad del sitio a través de una cronosecuencia volcánica y sus implicaciones para la productividad forestal. Tesis de doctorado. Instituto de geología UNAM 10-41.

Pérez-Luna YC, Álvarez-Gutiérrez E, González D, Méndez-Trujillo V (2019) Evaluación de la presencia de hongos micorrízicos arbusculares en un bosque de pino-encino en Chiapas, México. *IDESIA*.37: 67-73.

Phillips RP, Brzostek E, Midgley M (2013) The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests. *New Phytologist* 199:41-51.

Pineda NB, Bosque J, Gómez M, Plata W (2008) Análisis de cambio del uso del suelo en el Estado de México mediante sistemas de información geográfica y técnicas de regresión multivariantes. Una aproximación a los procesos de deforestación. *Investigaciones Geográficas* 69:33-52.

Piñón E (2009) Potenciales de micorrización en suelos de bosque mesófilo de montaña con diferentes historias de uso (Tesis de Maestría). Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional unidad Oaxaca. Instituto Politécnico nacional 27-37.

Pressel S, Bidartondo MI, Ligrone R, Duckett JG (2010) Fungal symbioses in bryophytes: new insights in the twenty first century. *Phytotaxa* 9: 238-253.

Pringle A, Bever JD, 2002. Divergent phenologies may facilitate the coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi in a North Carolina grassland. *American Journal Of Botany* 89: 1439-1446.

Pulleman M, Creamer R, Hamer U, Helder J, Pelosi C, Peres G, Rutgers M (2012) Soil biodiversity, biological indicators and soil ecosystem services an overview of European approaches. *Environmental Sustainability* 4: 529-538.

Pritchett W (1986) Suelos forestales: propiedades, conservación y mejoramiento. Noriega: Ed. Limusa. México, 264.

PROBOSQUE (2010). Inventario forestal. Gobierno del Estado de México. 19-23.

Pulido FJ (2002) Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus spp.*). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 5-15.

Qian YZ, Vogel P, Wasserburg GJ (1998) Diverse supernova sources for the process. *The Astrophysical Journal* 285-296.

Rangel-Villafranco M, Cárdenas Camargo I, Pérez-Crisóstomo E (2013) Algunos hongos de la región Mazahua, descripción y usos. Universidad Intercultural del Estado de México, Am Editores. 11-68.

Raya-Montaña YA, Apáez-Barríos P, Aguirre-Paleo S, Vargas-Sandoval M, Paz Da Silva R, Lara-Chávez BN (2019) Identificación de hongos micorrizógenos arbusculares en huertos de aguacate de Uruapan, Michoacán. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 23:267-276.

Read DJ (1991) Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 47:376-391.

Read DJ (1994.) Plant-microbe mutualisms and community structure. In: Schulze, E.D., H.A. Mooney (eds.), *Biodiversity and ecosystem function*. Springer 181-209.

Read DJ, Duckett JG, Francis R, Ligrone R, Russell A (2000) Symbiotic fungal associations in lower land plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B—Biological Sciences* 355: 815-830.

Redecker D (2002) Molecular identification and phylogeny of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* 244:67-73.

Redel Y, Rubio R, Godoy R, Borie F (2008) Phosphorus fractions and phosphatase activity in an Andisol under different forest ecosystems. *Geoderma* 145:216-221.

Requena N, Pérez-Solís E, Azcón-Aguilar C, Jeffries P, Barea J (2001) Management in indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. *Applied and Environmental Microbiology* 67:95-498.

Roberts EH (1973) Predicting the storage life of seeds. *Seed Science and Technology* 1:499-514.

Rodríguez-Loinaza G, Onaindia M, Amezaga I, Mijangos I, Garbisu C (2008) Relationship between vegetation diversity and soil functional diversity in native mixed-oak forests. *Soil Biology and Biochemistry* 40: 49-60.

Rodríguez A, Xoconostle B, Valdés M (2004) Ecología molecular de los hongos ectomicorrízicos *Revista Fitotecnia Mexicana* 27:267-278.

Rodríguez R (2010) Manual de prácticas de viveros forestales. Instituto de Ciencias Agropecuarias, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo 13-24.

Romero-Rangel S, Rojas-Zenteno EC, Aguilar-Enríquez LE (2002) El género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de México, ANN Missouri Bot Gard, 89:551-593.

Romero-Rangel S, Rojas-Zenteno EC, Rubio-Licona LE (2015) Encinos de México (*Quercus*, Fagaceae), 100 especies, Universidad Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores de Iztacala, 1-287.

Romero-Rangel S, Rojas-Zenteno EC, Rubio-Licona LE, Zamudio-Ruiz S (2017) Encinos de México (*Quercus*, Fagaceae), Estado de Querétaro, Universidad Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores de Iztacala, 1-203.

Ruiz P, Rojas K, Sieverdin E (2011) La distribución geográfica de los hongos de micorriza arbuscular: una prioridad de investigación en la Amazonía peruana. Espacio y Desarrollo 23: 47-63.

Sachs JL, Simms EL (2006) Pathways to mutualism breakdown. Trends in Ecology and Evolution 21: 585-592.

Sánchez-Colón S, Flores-Martínez A, Cruz-Leyva IA, Velázquez A (2009) Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas, en Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO 75-129.

Schreiner RP, Milhara KL, McDaniel H, Bethlenfalvay GJ (1997) Mycorrhizal fungi influence plant and soil functions and interactions. Plant Soil 188: 199-209.

Schüssler A. 2000. *Glomus claroideum* forms an arbuscular mycorrhiza-like symbiosis with the hornwort *Anthoceros punctatus*. Mycorrhiza 10: 15-21.

Schüßler A, Walker C (2010) The Glomeromycota: A Species List with New Families and New Genera. Disponible en: <http://www.amf-phylogeny.com/>.

SEMARNAT (2007) Caracterización de hongos ectomicorrícicos en un bosque de *Pinus jeffreyi* y su uso potencial como inóculo. Comisión Nacional Forestal. 9-34.

SEMARNAT (2010) Informe de la situación del Medio Ambiente en México: Compendio de estadísticas ambientales indicadores clave y de desempeño ambiental, SEMARNAT, 39-116.

SEMARNAT (2010) Inventario Nacional Forestal y de Suelos. Comisión Nacional Forestal. 1-197.

Sieverding E (1984) Aspectos básicos de la investigación de la micorriza vesículo-arbuscular (MVA). Primer Curso Nacional sobre Micorrizas. Facultad de Ciencias Agropecuarias-Palmira. Memórias.86-87.

Smith JL, Paul EA (1990) The significance of soil microbial biomass estimations. En Bollag JM G Strotzky (Eds.), Soil Biochemistry. Marcel Dekker, Inc. New York, USA, 357-396.

Smith FA, Smith SE (1996) Mutualism and parasitism: diversity in function and structure in the “arbuscular” (VA) mycorrhizal symbiosis. Serie: Advances in Botanical Research. Academic Press Limited, US.

Smith SE, Read DJ (1997) Plant grown regulation. Mycorrhizal simbiosis, Academic Press, San Diego and London.

Smith SE, Smith FA, Jakobsen I (2003) Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. Plant Physiology 133:6-20.

Smith ME, Douhan GW, Rizzo DM (2007) Ectomycorrhizal community structure in a xeric Quercus woodland based on rDNA sequence analysis of sporocarps and pooled roots. New Phytologist 174: 847-863.

Smith SE, Read DJ (2008) Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London.

Solaiman ZM, Mickan B (2014) Use of Mycorrhiza in Sustainable Agriculture and Land Restoration. En: Solaiman Z., Abbott L., Varma A. (eds.) Mycorrhizal Fungi: Use in Sustainable Agriculture and Land Restoration. Springer, US, 1-15.

Southworth D, Carrington M, Gould P, Harrington CA y Devine WD (2009) Mycorrhizas on nursery and field seedlings of *Quercus garryana*. *Mycorrhiza*. 19:149-158.

Southworth J, Marsik M, Qiu T, Perz SG, Cumming G, Stevens F, Roch K, Duchelle A, Barnes G (2011) Road paving as a driver of land cover change: spatial and temporal dynamics of forests in the trinational MAP frontier, Southwestern Amazonia, *Remote Sensing* 3:1047-1066.

Stürmer S, Siqueira J (2010) Species richness and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi across distinct land uses in Western Brazilian Amazon. *Mycorrhiza* 21:255-267.

Tedersoo L, Jairus T, Horton BM, Abarenkovi K, Suvi T, Saari I, Koljalg U (2008) Strong host preference of ectomycorrhizal fungi in a Tasmanian wet sclerophyll forest as revealed by DNA barcoding and taxon-specific primers. *New Phytologist* 180: 479-490.

Tedersoo L, Bahram M, Zobel M (2020) How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science* 367: 1-9.

Torres-Aria Y, Ortega-Fors R, González S, Furrázola E (2015) Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) in semicaducifolius forest of Ciénaga de Zapata, Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 3:195-200.

Trevors JT, Van Elsas JD (1997) Microbial interactions in soil. En: *Modern soil microbiology*, ed. Van Elsas JD, JT Trevors, EMH Wellington (eds.). Marcel Dekker Inc, New York, US, pp. 215-239.

Traveset A (2015) Impacto de las especies exóticas sobre las comunidades mediado por interacciones mutualistas. *Ecosistemas* 24:67-75.

Varela-Fregoso L, Mora-Velázquez A, Chávez-Hernández CG, Martínez-Bernal A, García-Sánchez R, Chimal-Sánchez E, Montano N (2017). *Acaulospora alpina* y *Ambispora fennica*, dos registros nuevos de hongos micorrizógenos arbusculares para México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88:496-501.

Villarreal-Ruiz L, Anderson IC, Alexander IJ (2004) Interaction between an isolate from the *Hymenoscyphus ericae* aggregate and roots of *Pinus* and *Vaccinium*. *New Phytologist* 164: 183-192.

Walker TW, Syers JK (1976) The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma* 15: 1

Walker JF, Miller OK (2002) Ectomycorrhizal sporophore distributions in a southeastern Appalachian mixed hardwood/ conifer forest with thickets of *Rhododendron maximum*. *Mycologia* 94: 221-229.

Wagg C, Pautler M, Massicotte HB, Peterson RL (2008) The co-occurrence of ectomycorrhizal, arbuscularmycorrhizal, and dark septate fungi in seedlings of four members of the *Pinaceae*. *Mycorrhiza* 18: 103-110.

Wagg C, Jansa J, Stadler M, Schmid B, van der Heijden MGA (2011) Mycorrhizal fungal identity and diversity relaxes plant-plant competition. *Ecology* 92: 1303-1313.

Wilson GWT, Rice CW, Rillig MC, Springer A, Hartnett DC (2009) Soil aggregation and carbon sequestration are tightly correlated with the abundance of arbuscular mycorrhizal fungi: results from long-term field experiments. *Ecology Letters* 12: 452-461.

Zavala F (1998) Observaciones sobre la distribución de encinos en México, *Polibotánica* 8:47-64.

Zavala F (2000) El fuego y la presencia de encinos. *Ciencia Ergo Sum* 7: 269-276.

Zavala F (2004) Deseccación de bellotas y su relación con la viabilidad y germinación en nueve especies de encinos mexicanos. *Ciencia Ergo Sum*.11: 177-185.