



**Universidad Juárez Autónoma de Tabasco**  
**División Académica de Ciencias Biológicas**



**MAESTRÍA EN CIENCIAS AMBIENTALES**

**DIVERSIDAD DE MICROMICETES EN TRES SITIOS CON DIFERENTE  
NIVEL DE PERTURBACIÓN EN EL PARQUE ESTATAL AGUA BLANCA  
MACUSPANA, TABASCO.**

**TESIS**

Que para obtener el grado de :

**MAESTRO EN CIENCIAS AMBIENTALES**

Presenta:

**LITZAJAYA SÁNCHEZ HERNÁNDEZ**

Asesores:

**DR. JOSÉ EDMUNDO ROSIQUE GIL**  
**DRA. CORAL JAZVEL PACHECO FIGUEROA**

Villahermosa, Tabasco, México

4 de diciembre, 2017





**UNIVERSIDAD JUÁREZ  
AUTÓNOMA DE TABASCO**

“ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE”

**DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DIRECCIÓN**



Villahermosa, Tab., a 15 de Noviembre de 2017

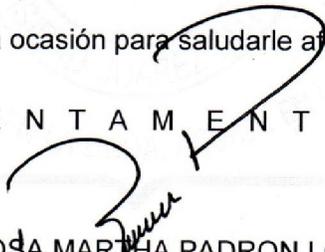
**ASUNTO:** Autorización de Modalidad de Titulación

**C. LIC. MARIBEL VALENCIA THOMPSON  
JEFE DEL DEPTO. DE CERTIFICACIÓN Y TITULACION  
DIRECCIÓN DE SERVICIOS ESCOLARES  
P R E S E N T E**

Por este conducto y de acuerdo a la solicitud correspondiente por parte del interesado, informo a usted, que en base al reglamento de titulación vigente en esta Universidad, ésta Dirección a mi cargo, autoriza a la **C. LITZAJAYA SÁNCHEZ HERNÁNDEZ** egresada de la Maestría en **CIENCIAS AMBIENTALES** de la División Académica de **CIENCIAS BIOLÓGICAS** la opción de titularse bajo la modalidad de Tesis de Maestría denominado: **“DIVERSIDAD DE MICROMICETES EN TRES SITIOS CON DIFERENTE NIVEL DE PERTURBACIÓN EN EL PARQUE ESTATAL AGUA BLANCA MACUSPANA, TABASCO”**.

Sin otro particular, aprovecho la ocasión para saludarle afectuosamente.

A T E N T A M E N T E

  
**M. EN C. ROSA MARTHA PADRON LOPEZ  
DIRECTOR DE LA DIVISIÓN ACADÉMICA  
DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**UJAT  
DIVISIÓN ACADÉMICA  
DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**



**DIRECCIÓN**

C.c.p. - Expediente Alumno de la División Académica  
C.c.p.- Interesado





**UNIVERSIDAD JUÁREZ  
AUTÓNOMA DE TABASCO**

“ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE”

DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
DIRECCIÓN



NOVIEMBRE 15 DE 2017

**C. LITZAJAYA SÁNCHEZ HERNÁNDEZ  
PAS. DE LA MAESTRÍA EN CIENCIAS AMBIENTALES  
P R E S E N T E**

En virtud de haber cumplido con lo establecido en los Arts. 80 al 85 del Cap. III del Reglamento de titulación de esta Universidad, tengo a bien comunicarle que se le autoriza la impresión de su Trabajo Recepcional, en la Modalidad de Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales titulado: **“DIVERSIDAD DE MICROMICETES EN TRES SITIOS CON DIFERENTE NIVEL DE PERTURBACIÓN EN EL PARQUE ESTATAL AGUA BLANCA MACUSPANA, TABASCO”**, asesorado por el Dr. José Edmundo Rosique Gil y Dra. Coral Jazvel Pacheco Figueroa, sobre el cual sustentará su Examen de Grado, cuyo jurado está integrado por el Dr. Rodrigo García Morales, Dra. Rosa María Arias Mota, Dr. José Edmundo Rosique Gil, Dra. Silvia Cappello García y Dr. Juan de Dios Valdez Leal.

Por lo cual puede proceder a concluir con los trámites finales para fijar la fecha de examen.

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

ATENTAMENTE  
ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE

**M. EN C. ROSA MARTHA PADRON LOPEZ  
DIRECTORA**

C.c.p.- Expediente del Alumno.  
C.c.p.- Archivo

UJAT  
DIVISIÓN ACADÉMICA  
DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



DIRECCIÓN

## CARTA AUTORIZACIÓN

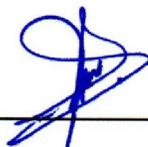
El que suscribe, autoriza por medio del presente escrito a la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco para que utilice tanto física como digitalmente el Trabajo Recepcional en la modalidad de Tesis de Maestría denominado: **“DIVERSIDAD DE MICROMICETES EN TRES SITIOS CON DIFERENTE NIVEL DE PERTURBACIÓN EN EL PARQUE ESTATAL AGUA BLANCA MACUSPANA, TABASCO”**, de la cual soy autor y titular de los Derechos de Autor.

La finalidad del uso por parte de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco el Trabajo Recepcional antes mencionada, será única y exclusivamente para difusión, educación y sin fines de lucro; autorización que se hace de manera enunciativa más no limitativa para subirla a la Red Abierta de Bibliotecas Digitales (RABID) y a cualquier otra red académica con las que la Universidad tenga relación institucional.

Por lo antes manifestado, libero a la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco de cualquier reclamación legal que pudiera ejercer respecto al uso y manipulación de la tesis mencionada y para los fines estipulados en éste documento.

Se firma la presente autorización en la ciudad de Villahermosa, Tabasco el Día 15 de Noviembre de 2017.

AUTORIZO



---

LITZAJAYA SÁNCHEZ HERNÁNDEZ

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Primero le agradezco a **Dios** por su infinita misericordia y las constantes bendiciones que me otorga.

A mi esposo J. Alfonso Cruz Juárez por todo el apoyo incondicional.

A mi madre Ruth Dolores Hernández Torres por nunca dejarme y enseñarme que si quieres algo tienes que trabajar para conseguirlo.

A mi padre Gildardo Sánchez Solorio, jamás pensé que llegara hasta aquí y que tú no estarías. Espero que estés sumamente feliz y orgulloso de mí. Tú sabes que estás presente aquí, en el lugar donde siempre te encontraré y en donde siempre puedo pedirte un consejo, un abrazo o una mano, en el centro de mi corazón.

A mis Hermanos Carlos, Delia y Vero por ser un buen ejemplo.

A don Juan y doña Dominga por ser mis segundos padres.

A mis compañeros y amigos Neiser, Natalia, Gerardo, Juan y Ruth quienes iniciaron esta aventura conmigo.

A mis amigas Alejandra Gonzalez y Alejandra Cid, por su apoyo y constante motivación, nada como esas platicas sin sentido para lograr relajarse y continuar.

## **AGRADECIMIENTOS ACADEMICOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada (587818) para la realización de la Maestría en Ciencias Ambientales en la División de Ciencias Biológicas UJAT y la beca mixta para realizar la estancia en el Instituto de Ecología A. C. en el laboratorio de Micromicetos saprobios.

Al Dr. José Edmundo Rosique Gil y la Dra. Coral Jazvel Pacheco Figueroa, a quienes les agradezco la oportunidad de realizar este posgrado, así como sus consejos y comentarios para el establecimiento y realización de este trabajo. Por el incentivarme a seguir adelante en mi preparación, animarme en cada paso que he dado durante estos dos años, muchas gracias.

A la Dra. Rosa María Arias Mota le agradezco su amistad, gracias por guiarme en el proceso de la elaboración de esta tesis así como en el artículo, por todo el tiempo dedicado a pesar de la distancia pero sobretodo por la apertura y confianza demostrada al compartir su valiosa experiencia y mostrarme que la calidad nunca es un accidente, siempre es el resultado del esfuerzo inteligente.

Al Dr. Rodrigo García Morales los comentarios realizados en el presente trabajo, así como por la ayuda en el procesamiento de los datos y permitirme la realización de la estancia en el Centro de Cambio Global y la Sustentabilidad en el Sureste A. C.

A los miembros del comité: Dr. Rodrigo García Morales, Dra Rosa María Arias Mota, Dr. José Edmundo Rosique Gil, Dra. Silvia Cappello García y el Dr. Juan de Dios Valdez Leal, les agradezco todas sus aportaciones, comentarios y sugerencias que me permitieron mejorar sustancialmente mi tesis, tengan la seguridad de que todo fue tomado en cuenta.

**DEDICATORIA**

*Para Alfonso mi compañero de vida  
gracias por todo...*

*Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.*

## RESUMEN

En Tabasco, se ha perdido el 95% del área original cubierto por selvas. Estudios recientes han evaluado la relación entre la diversidad de hongos y las condiciones locales del medio ambiente, aunque la mayoría estos estudios se han realizado en zonas templadas. El objetivo de este estudio fue evaluar los cambios en la diversidad de micromicetes del suelo en el Parque Estatal Agua Blanca (PEAB) en vegetación con tres niveles de perturbación en Macuspana, Tabasco. Se tomaron 63 muestras en parcelas de 1 hectárea con diferente nivel de perturbación. Se empleó la técnica de lavado de suelo para el aislamiento de los hongos. Se aislaron 1,407 colonias. Los géneros más diversos fueron *Penicillium* (29 sp.), *Paecilomyces* (14 sp.), *Trichoderma* (13 sp.) y *Aspergillus* (11 sp.). Existieron diferencias significativas en la abundancia, la diversidad y la equitatividad de hongos entre las parcelas. Los valores de riqueza, diversidad y equitatividad fueron significativamente mayores en las parcelas conservada y semiconservada que en la perturbada; sin embargo, la abundancia fue mayor en la parcela perturbada. Estas diferencias sugieren que la perturbación influye sobre la diversidad de micromicetes saprobios del suelo, lo que provoca cambios en la estructura de la comunidad de este grupo de organismos en los diferentes niveles de perturbación.

## ABSTRACT

In Tabasco, 95% of the original area covered by jungles has been lost. Recent studies have evaluated the relationship between fungal diversity and local environmental conditions, although most of these studies have been carried out in temperate zones. The aim of this study was to evaluate the changes in soil micromicete diversity in the Parque Estatal Agua Blanca (PEAB) in vegetation with three levels of disturbance in Macuspana, Tabasco. 63 samples were taken in plots of 1 hectare with different level of disturbance. The technique of soil washing for the isolation of fungi was used. 1,407 colonies were isolated. The most diverse genera were *Penicillium* (29 sp.), *Paecilomyces* (14 sp.), *Trichoderma* (13 sp.), and *Aspergillus* (11 sp.). There were significant differences in the abundance, diversity and fairness of the fungi between the plots. The richness, diversity and evenness were significantly higher in the conserved and semi-preserved plots than in the disturbed plots. However, the abundance was higher in the disturbed plot. These differences suggest that the level of disturbance influences the diversity of soil saprobic micromicetes, which produces changes in the community structure of this group of organisms at different levels of disturbance.

# INDICE

<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
<b>2. ANTECEDENTES</b> .....	<b>3</b>
2.1 MICROMICETES SAPROBIOS DEL SUELO .....	3
2.2 LAS PERTURBACIONES ANTROPICAS EN LOS ECOSISTEMAS .....	5
2.3 LAS PERTURBACIONES Y LA DIVERSIDAD DE MICROMICETES EDAFICOS .....	6
<b>3. HIPOTESIS</b> .....	<b>11</b>
<b>4. OBJETIVO GENERAL</b> .....	<b>11</b>
4.1 OBJETIVOS PARTICULARES .....	11
<b>5. ÁREA DE ESTUDIO</b> .....	<b>12</b>
5.1 SELECCIÓN DE LOS SITIOS DE MUESTREOS .....	14
5.2 DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS DE ESTUDIO .....	16
<i>Parcela conservada</i> .....	16
<i>Parcela semiconservada</i> .....	16
<i>Parcela perturbada</i> .....	17
<b>6. MATERIALES Y MÉTODO</b> .....	<b>18</b>
6.1 DISEÑO DEL MUESTREO .....	18
6.2 MUESTREO DEL SUELO .....	18
6.3 AISLAMIENTO DE LOS MICROMICETOS DEL SUELO .....	19
6.4 IDENTIFICACIÓN DE LOS MICROMICETOS DEL SUELO .....	21
<b>7. PROCESAMIENTO DE LOS DATOS</b> .....	<b>23</b>
7.1 MEDICIÓN DE LAS VARIABLES INDEPENDIENTES .....	23
7.2 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS DE LOS DATOS .....	25
<b>8. RESULTADOS</b> .....	<b>1</b>
ARTICULO CIENTÍFICO EN PREPARACIÓN PARA ENVIARSE PARA SU PUBLICACIÓN EN LA REVISTA MEXICANA DE BIODIVERSIDAD. ....	1
ARTICULO CIENTÍFICO EN EDICIÓN, ACEPTADO EN LA REVISTA ACTA BOTÁNICA MEXICANA- FACTOR DE IMPACTO 0.625 .....	1
<b>9. CONCLUSIONES GENERALES</b> .....	<b>26</b>
<b>10. LITERATURA CITADA</b> .....	<b>27</b>
<b>11. ANEXOS</b> .....	<b>40</b>
ANEXO 1. MICROMICETES DEL SUELO DE LAS PARCELAS SELECCIONADAS CON SU FRECUENCIA DE OCURRENCIA (FR%) Y ABUNDANCIA (A). TAXA ORDENADOS ALFABÉTICAMENTE (-AUSENTE) .....	40

## INDICES DE FIGURAS

Figura 1. Localización del área de estudio. Parque Estatal Agua Blanca (PEAB). .	12
Figura 2. Sitios de estudio. Parcela conservada .....	16
Figura 3. Sitio de estudio. Parcela semiconservada .....	17
Figura 4. Sitios de estudio. Parcela perturbada.....	17
Figura 5. Establecimiento de los transectos en las parcelas seleccionadas.....	18
Figura 6. Toma de muestras de suelo. ....	19
Figura 7. Preparación de las muestras de suelo. ....	20
Figura 8. Lavado e inoculación de partículas de suelo. ....	20
Figura 9. Aislamiento de Colonias. ....	21
Figura 10. Transferencia de colonias a medios de cultivo y tubos.....	21
Figura 12. Preparación de preparaciones permanentes. ....	22

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Criterios de evaluación considerados para la categorización de las parcelas.....	15
Tabla 2. Valores de puntuación de los criterios de evaluación de las parcelas.....	15

## INDICE DE FIGURAS ARTICULO 1

Figura 1. Localización del Parque Estatal Agua Blanca.....	5
Figura 2. Géneros con altos valores de riqueza de especies en el estudio para el PEAB.....	9
Figura 3. Curvas de abundancia-dominancia de los micromicetes saprobios en las parcelas.....	11

## INDICE DE TABLAS ARTICULO 1

Tabla 1. Similitud de la composición de especies de los micromicetes saprobios entre los sitios de estudio, calculada por medio del índice de Sørensen.....	10
---	----

## INDICE DE FIGURAS ARTICULO 2

Figura 1. Localización del Parque Estatal Agua Blanca y de las parcelas estudiadas en Tabasco, México.....	6
Figura 2. Especies de <i>Trichoderma</i> Pers registradas. Colonias en EMA a los 7 días de crecimiento. Conidióforos, células conidiógenas y conidios en EMA.....	11
Figura 3. Diagrama de Olmstead-Tukey d para las especies de <i>Trichoderma</i> en la parcela Conservada.....	13
Figura 4. Diagrama de Olmstead-Tukey para las especies de <i>Trichoderma</i> en la parcela Semiconservada.....	13
Figura 5. Diagrama de Olmstead-Tukey para las especies de <i>Trichoderma</i> en la parcela Perturbada.....	14
Figura 6. Relación entre la abundancia de colonias de <i>Trichoderma</i> y el contenido de carbono de las parcelas estudiadas.....	15

## INDICE DE CUADROS ARTICULO 2

Cuadro 1: Abundancia de colonias (A) y la frecuencia de ocurrencia (Fr%) de las especies de <i>Trichoderma</i> Pers.....	10
Cuadro 2: Riqueza, abundancia total y diversidad de especies de <i>Trichoderma</i> Pers. aisladas en las parcelas seleccionadas del PEAB.....	12

# 1. INTRODUCCIÓN

Las Áreas Naturales Protegidas son reconocidas como las unidades centrales más importantes para la conservación y una de las estrategias más generalizadas para proteger la biodiversidad de las amenazas por actividades humanas (Juárez-Ramírez et al., 2016). El estado de Tabasco ha sufrido una degradación ambiental drástica, reportándose tasas de disminución anual de selva alta perennifolia de 4.1 al 11.6% (Zarco-Espinosa et al., 2010), por lo que muchas especies de plantas y animales han desaparecido o se encuentran amenazadas (García-Morales et al., 2014).

Ante esta situación las Áreas Naturales Protegidas (ANP) adquieren mayor importancia en el Estado, decretándose 11 áreas naturales protegidas de carácter estatal entre las que se sitúa el Parque Estatal Agua Blanca (PEAB).

Además de la incesante pérdida de biodiversidad, existe la problemática de falta de estudios micológicos; en nuestro país la micología es una disciplina relativamente nueva, el estado que cuenta con mayores estudios sobre micromicetes es Veracruz (Castañeda y Heredia, 2000a, 2000b; Castañeda et al., 2001; Heredia et al., 2002, 2004, 2006). Por lo tanto, es notable la necesidad de una mayor cantidad de estudios micológicos para un mejor conocimiento de las comunidades fúngicas en el estado de Tabasco.

Los micromicetes del suelo tienen una importante repercusión en el equilibrio de los ecosistemas (Dighton, 2003), su distribución está confinada principalmente a los horizontes edáficos superiores y a la zona rizosférica; constituyendo un alto porcentaje del total de la biomasa microbiana (Berg et al., 1998; Talbot et al., 2014). Desempeñan una serie de funciones que tienen un impacto relevante en los ecosistemas como los principales descomponedores de materia orgánica, e interviniendo en el reciclaje de nutrientes, mediante el cual transforman las moléculas orgánicas complejas en unas más simples que pueden ser utilizadas por las plantas, evitando también la acumulación de desechos orgánicos y promoviendo la fertilidad del suelo (Christensen, 1989; Carlie y Watkinson, 1994).

A pesar de la importancia de los hongos en el funcionamiento de los ecosistemas, se conoce muy poco acerca de las comunidades fúngicas y el efecto que tienen las perturbaciones sobre sus comunidades.

En diversos estudios sobre las comunidades fúngicas se ha demostrado que están fuertemente vinculadas con la vegetación tanto en términos de composición de especies y riqueza de especies y factores ambientales (Peay et al., 2013). Por lo que podría entenderse que alteraciones en la composición vegetal o cambios en las condiciones ambientales influyen en las comunidades fungicas (Logue et al., 2015).

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1 Micromicetes saprobios del suelo

Los hongos son organismos con una amplia distribución y uno de los grupos más diversos después de los insectos, incluye desde levaduras unicelulares hasta filamentosos pluricelulares (Herrera y Ulloa, 1998). Dependiendo del tamaño de sus esporomas, pueden dividirse en macromicetes y micromicetes. Dentro de los micromicetes se encuentran aquellos hongos que presentan esporomas menores a 1 mm y reproducción asexual, ubicados comúnmente dentro de los phyla Ascomycota y Basidiomycota (Ulloa y Hanlin, 2006; Kostadinova et al., 2009).

De acuerdo a la fuente de donde obtienen sus nutrimentos, existen especies parásitas, simbiotas y saprobias. Las especies parásitas obtienen su fuente de alimento de organismos vivos y las especies saprobias adquieren sus nutrimentos a partir de materia orgánica inerte; las especies simbiotas se asocian con otro organismo prestándose mutua ayuda en sus funciones (Herrera y Ulloa, 1990). Los micromicetes tienen un enorme potencial de dispersión y un sistema enzimático eficiente por lo que se encuentran en todos los ambientes y sustratos (aire, agua dulce y salada, hojarasca, espuma), entre los que destaca el suelo (Herrera y Ulloa, 1990).

El suelo se considera uno de los sistemas más dinámicos en interacciones biológicas, donde se realizan la mayoría de las reacciones bioquímicas que influyen directamente sobre la productividad primaria de los ecosistemas creando una variedad de micro-nichos, donde se concentra la mayor diversidad de hongos saprobios (Bonkowski et al., 2000).

Entre los organismos que habitan el suelo, los hongos son los más abundantes en términos de biomasa y de actividad fisiológica (Smith y Red, 2008; Joergensen y Wichern, 2008). Un hongo se considera verdadero habitante del suelo cuando permanece como saprobio todo su ciclo de vida, creciendo activamente sobre materia orgánica en

descomposición, y se encuentran principalmente en los horizontes edáficos superiores (Gams, 1992).

Los hongos son agentes integrales de los ecosistemas ya que intervienen en roles ecológicos fundamentales; las ventajas que les confiere el crecimiento apical de las hifas para colonizar el suelo y penetrar los tejidos vasculares de las plantas ha convertido a los hongos en los principales descomponedores de materia orgánica recalcitrante (Boer et al., 2005). Además, intervienen en los ciclos de nutrientes en los suelos, contribuyendo a la liberación de elementos y mineralización de nitrógeno (N), fósforo (P), potasio (K), azufre (S) y otros iones minerales, así mismo facilitan el transporte de elementos esenciales y el agua del suelo a las raíces de las plantas (Christensen, 1989; Bridge y Spooner, 2001; Mcguire et al., 2010).

De igual forma por su impacto en la salud y economía, el estudio de los micromicetes se centró por mucho tiempo en patógenos de plantas y animales, quedando en segundo plano las especies saprobias y simbiotes (Heredia et al., 2008). A pesar de que intervienen en procesos vitales en los ecosistemas terrestres como descomponedores de materia orgánica que en su mayor parte está compuesta de lignocelulosa un complejo de biopolímeros recalcitrantes que solo los hongos pueden descomponer de manera eficiente (Heilmann-Clausen et al., 2015).

Los estudios sobre micromicetes saprobios del suelo en ecosistemas primarios se han realizado principalmente en zonas templadas (Christensen, 1969; Widden y Parkinson, 1973; Sönderström, 1975; Gochenaur, 1978; Baath y Sönderström, 1982; Widden, 1986; Azas, 2003; Wuckowki et al., 2003; Hyde et al., 2006). Estudios en bosques tropicales no son numerosos, entre lo principales figuran: Maggi et al., (1990); Maggi y Pearsiani, (1992); Bettuci y Roquebert, (1995); Pfenning, (1996); Pearsiani et al., (1998). Recientemente en México, Heredia et al., (2011) y Arias et al., (2014) realizaron un estudio en Bosque mesófilo de montaña.

## 2.2 Las perturbaciones antropicas en los ecosistemas

Una perturbación se define comúnmente como cualquier evento relativamente discreto en el tiempo que altera la estructura de los ecosistemas, la comunidad o población y causa cambios en la disponibilidad de recursos del sustrato o medio físico (White y Pickett, 1997). Pueden ser de origen natural (los huracanes, inundaciones, erupciones volcánicas, caída de árboles) o antropogénico (incendios, deforestación, cambio de uso de suelo), y han sido estudiadas en una gran variedad de ecosistemas (Dornelas, 2010), donde las perturbaciones antropogénicas generalmente tienen impactos negativos en la diversidad de especies (Abadie et al., 2011).

Las perturbaciones abarcan una amplia gama de tamaños, frecuencias e intensidad; los cuales son factores claves para los cambios en la diversidad de especies (Shrestha et al., 2013), ya que pueden determinar la abundancia y riqueza de especies de un sitio. Las perturbaciones se pueden caracterizar por su extensión, distribución espacial, frecuencia o intervalo de retorno, predictibilidad y magnitud, incluyendo tanto la intensidad como la gravedad (McCabe y Gotelli, 200).

La hipótesis de la perturbación intermedia es una teoría ecológica que predice la diversidad máxima a niveles intermedios de perturbación (Svensson et al., 2009), por lo que a perturbaciones mucho más frecuentes e intensas solo pocas especies pueden sobrevivir viéndose afectadas la riqueza de especies y la productividad de la comunidad (Ribeiro et al., 2015).

Las selvas tropicales cuentan con una mayor biodiversidad que cualquier otro bioma terrestre en la tierra. Sin embargo, enormes áreas de selva tropical se pierden o degradan cada año con dramáticas consecuencias para la biodiversidad (Morris, 2010). La pérdida y fragmentación del hábitat son las principales amenazas para la biodiversidad tropical, por lo que la protección de las selvas tropicales son un pilar fundamental de muchas estrategias nacionales e internacionales para conservar la biodiversidad (Barlow et al., 2016).

Las Áreas Naturales Protegidas (ANP) han sido reconocidas como una alternativa eficiente para la conservación (Margules y Pressey, 2000). Son consideradas una extensión de mar o tierra, que contando con respaldo legal son destinadas a la conservación *in situ* de la biodiversidad (CONANP, 2013). Existen aproximadamente 1,192 áreas protegidas para México y latinoamérica, que cubren alrededor del 14.5 % de la superficie terrestre (WDPA, 2017).

México es un país megadiverso, con una gran variedad de ecosistemas terrestres y acuáticos, donde las selvas tropicales anteriormente constituían el 9% del territorio, actualmente cubren el 4.8% (Calderon-Aguilera et al., 2012). En el sureste de México el caso de Tabasco es particularmente extremo pues conserva menos del 4% de la vegetación original que era selva tropical (Oporto et al., 2015), reportándose para el Estado tasas de deforestación de selva alta de 4.1 a 11.6% (Zarco-Espinosa et al., 2010).

Con la finalidad de contribuir en la conservación de los remanentes de selvas en Tabasco se han decretado áreas naturales protegidas (ANP) de carácter federal y estatal; de las cuales forma parte el Parque Estatal Agua Blanca (PEAB) el cual es un área representativa de selva alta perennifolia y uno de los sitios que aparentemente se encuentra menos impactado dentro del Estado; sin embargo, se encuentra bajo presión por actividades antrópicas, como la pérdida de hábitat por la deforestación y fragmentación de la selva por expansión de la frontera agrícola.

### **2.3 Las perturbaciones y la diversidad de micromicetes edáficos**

Las actividades humanas están afectando la biodiversidad mundial en diferentes niveles. En la actualidad, un número creciente de científicos se están centrando en estudiar los efectos de la degradación del hábitat en la biodiversidad para obtener una comprensión de los vínculos entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas, y encontrar herramientas para contrarrestar la pérdida de biodiversidad (Alvez et al., 2009; Regnery et al., 2013; Beudert et al., 2015; Thom y Seidl, 2015).

La estructura única y la fisiología de los hongos los hace sensibles a las perturbaciones. Estudios recientes han investigado la relación entre la diversidad de hongos y las condiciones locales del medio ambiente, pero en su mayoría estos estudios se han realizado en zonas templadas enfocándose en investigar los factores que afectan a la estructura comunitaria de los micromicetos que habitan en madera a escala de paisaje (Barron, 2011; Bassler et al., 2012; Halme et al., 2012; Heilmann y Laessøe, 2012; Abrego y Salcedo, 2013; Morel et al., 2013; Abrego et al., 2014; Bassler et al., 2016).

El grado en que la densidad y diversidad de micromicetos del suelo se ve afectada por la perturbación depende de la escala y la frecuencia (Venturella et al., 2011). Como los hongos juegan un papel clave en el recambio de nutrientes y la nutrición de las plantas, las perturbaciones que alteran la retroalimentación de la comunidad fúngica impactan la dinámica de los ecosistemas a través de cambios de ciclo de nutrientes, y alteraciones a la diversidad (Heilmann y Christensen, 2005; Lileskov et al., 2011; Gibertoni et al., 2015; Jonsson et al., 2016; Wilhem et al., 2017).

Mediante diversos estudios, realizados, principalmente, en zonas templadas, se ha observado que las perturbaciones alteran la biomasa y, con ello, la diversidad fúngica; sustentando la idea de que los hongos constituyen un grupo de organismos útil para comprender los cambios ambientales que afectan a todo un sistema (Allen et al., 1995; Allen et al., 2014). La fragmentación de la estructura vegetal causada por el hombre, especialmente las malas prácticas de cultivo, la erosión y la contaminación, afectan el suelo y su equilibrio puede ser fácilmente perturbable por la actividad humana teniendo un impacto negativo en las comunidades de micromicetos (Dighton, 2003; Souza et al., 2003; Izquierdo et al., 2005).

Por lo que es de gran importancia llegar a comprender la relación entre la diversidad de los micromicetos y la función de los ecosistemas, especialmente ante el cambio climático global y la alteración humana de los procesos de los ecosistemas (Sobek y Zak, 2003; Oren y Steinberger, 2008). Las investigaciones en suelos tropicales han aumentado en los últimos años (Suryanarayanan et al., 2003; McGuire et al., 2011; Aime y Brearley, 2012; Berrien et al., 2012; Meng et al., 2012; McGuire et al., 2012, 2014; Jena et al., 2015; Pereira et al., 2016), demostrando que la mayoría de las especies no descritas residen

en los trópicos. No obstante, los grupos más estudiados en cuanto al tema de las perturbaciones en el trópico siguen siendo los macromicetes y las micorrizas (Schnoor et al., 2011; López-Quintero et al., 2012; Rudolf et al., 2012; Taylor y Sinsabaugh, 2015).

Sin embargo, una de las perturbaciones más estudiada es la respuesta de las comunidades de micromicetes al fuego (Widden y Parkinson, 1975; Tiwari y Rai, 1977; Lucarotti et al., 1978; Vázquez et al., 1993; Cabello y Arambarri, 2002; Bastias et al., 2006; Cairney y Brigitte, 2007; Cairney y Bastias, 2007; Kumar et al., 2007; Bárcenas-Moreno y Baath, 2009; Bárcenas-Moreno et al., 2011; McMullan-Fisher et al., 2011; Persiani, 2013; Persiani y Maggi, 2013), a pesar de que existen una gran cantidad de gamas de perturbaciones que enfrentan las comunidades de micromicetes del suelo como la aplicación de fertilizantes y la labranza del suelo para los cultivos, comprobándose que ambos afectan la composición de las comunidades fúngicas del suelo provocando una pérdida de diversidad y un aumento de micromicetes parásitos como *Fusarium oxysporum* (Lauber et al., 2008; Hannula et al., 2010; Gelorini et al., 2012; Nie et al., 2012; Dugova et al., 2013; Hameed et al., 2016).

Más recientemente, se han desarrollado investigaciones experimentales como la de Fisk et al., (2011) quienes determinaron que después de una perturbación son más dominantes especies del género *Trichoderma* y Cho et al., (2017) quienes determinaron que la diversidad de las comunidades disminuye fácilmente por las perturbaciones.

La relación entre la diversidad vegetal y las comunidades fúngicas es de particular interés dado los recientes hallazgos que demuestran que la estructura vegetal y fúngica están altamente correlacionadas en las selvas tropicales (Peay et al., 2008; Comita et al., 2010; Mangan et al., 2010; Terborgh, 2012). Por lo que alteraciones en la composición vegetal o cambios de uso de suelo influyen en la composición y distribución de las comunidades de micromicetes (Burke et al., 2008; Curlevski et al., 2010; Gelorini et al., 2012; Nie et al., 2012; Bachelot et al., 2016)

Sin duda la información actual es insuficiente, siendo una necesidad la realización de estudios que nos permitan evaluar la respuesta de las comunidades de micromicetes ante los diferentes regímenes de perturbación.

## 2.4 Diversidad de micromicetes edáficos en México

En México el conocimiento de micromicetes del suelo es incipiente dentro de los primeros estudios se encuentran los de Céspedes y Castillo, (1982); Piñón Flores (1984); Rodríguez Fábregas (1984), estudiaron las comunidades fúngicas de suelos del volcán Popocateptl posteriormente en el mismo sitio Rodríguez et al., (1990), y Bettucci et al., (1990) realizaron estudios de distribución de micromicetes. Samaniego (1987), realizó un estudio sobre los hongos del suelo de noguerales. González et al., (1998) realizaron un estudio sobre los micromicetos de tres playas costeras de Veracruz.

Recientemente en México se han estudiado las comunidades en suelos cultivados Samaniego-Gaxiola y Chew-Madinaveitia (2007), Romero-Olivares et al., (2013) estudiaron la micobita edáfica de suelos áridos en baja California; mientras que Heredia y Arias, (2008), Arias y Heredia, (2014) y Heredia et al., (2013) han hecho las mayores contribuciones al conocimiento de hongos del suelo.

En Tabasco Rosique, (2004) caracterizo la comunidad de micromicetes del suelo de un tinal, Olmo-Ruíz et al., (2010) estudiaron las comunidades de micromicetes en una plantación de plátano, Torres de la Cruz et al., (2015) caracterizaron la diversidad del género *Trichoderma* en cacaotales ubicados dentro de tres subregiones (chontalpa, centro y sierra) dentro del Estado, así como Reyes-Figueroa et al., (2016).

Las especies del género *Trichoderma*, tienen un rol muy importante en la descomposición de materiales vegetales; además económicamente tienen una gran relevancia debido a su alta capacidad para producir enzimas y antibióticos (Hoyos-Carvajal y Bissett, 2011). Se les considera de gran importancia económica como agentes de control biológico (Hjeljord y Tronsmo, 2002; Harman et al., 2004; Schmoll et al., 2016). Los estudios sobre este género se han realizado en zonas templadas (Christensen, 1962; Bissett y Parkinson, 1980; Jaklitsch, 2011; Jaklitsch y Voglmayr, 2015) y en suelos agrícolas (Hagn et al., 2003; Sariah et al., 2005; Okoth et al., 2007; Jiang et al., 2016). A pesar de su importancia, aún desconocemos su diversidad en las selvas tropicales. Igualmente se ignora la respuesta de este grupo de hongos a las perturbaciones que sufren este tipo de ecosistemas.

## PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

En México se ha sufrido un acelerado proceso de deforestación y degradación de los bosques y selvas. En el sureste mexicano, la amenaza más grave para la biodiversidad es la fragmentación, degradación y pérdida directa de las selvas tropicales (Tudela, 1992). Las selvas del estado de Tabasco se ubican entre las más afectadas perdiendo el 95% de su área original (Zavala y Castillo, 2002)

Por lo tanto, las Áreas Naturales Protegidas (ANP) son los sitios que albergan remanentes de la vegetación natural en el Estado y son importantes reservorios de un gran número de especies; constituyendo el principal instrumento de conservación. Sin embargo, las perturbaciones tales como la deforestación por expansión de la frontera agrícola aceleran la degradación de los fragmentos de hábitat original remanente.

El Parque Estatal Agua Blanca (PEAB), es uno de los sitios que se encuentra menos impactado, no obstante, se encuentra bajo presión por actividades antrópicas, puesto que, posee zonas con algún nivel de perturbación. Teniendo en cuenta lo anterior es importante obtener información de su diversidad fúngica ya que mediante estos estudios se podrían evaluar los cambios que presentan las comunidades de hongos con respecto a las perturbaciones.

Los hongos, por otro lado, tienen una gran importancia para los ecosistemas. La mayoría son saprobios, es decir, obtienen sus nutrimentos a partir de materia orgánica. Entre ellos se encuentran los hongos del suelo, que constituyen uno de los grupos más diversos y abundantes (Herrera y Ulloa, 1990). A pesar de la importancia de los hongos aún se desconoce su diversidad en las selvas tropicales y la respuesta de las comunidades fúngicas al impacto de las perturbaciones. Es por ello que el presente estudio pretende evaluar la diversidad de micromicetes en sitios con diferente nivel de perturbación y, con ello, determinar el efecto de dicha perturbación. Además, se pretende resaltar la importancia de los hongos en los ecosistemas naturales y así promover su conservación.

### **3. HIPOTESIS**

Se espera, que, en las parcelas con mayor nivel de perturbación, la abundancia, diversidad y riqueza sea menor que en los sitios más conservados

### **4. OBJETIVO GENERAL**

Evaluar los cambios en la diversidad de micromicetes del suelo en el parque estatal agua blanca (PEAB) bajo tres niveles de perturbación en Macuspana, Tabasco.

#### **4.1 Objetivos particulares**

- 1.- Describir la composición de micromicetes del suelo en las tres parcelas con diferente nivel de perturbación del Parque Estatal Agua Blanca.
- 2.- Analizar y comparar la abundancia, riqueza, diversidad y equitatividad de los micromicetes del suelo en tres parcelas con diferente nivel de perturbación en el PEAB

## 5. ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Estatal Agua Blanca (PEAB) fue nombrado Área Natural Protegida en el decreto firmado el 19 de diciembre de 1987 en el estado de Tabasco y se localiza en el ejido Las Palomas, municipio de Macuspana entre los paralelos 17°38'30" y 17°35'30" latitud norte y entre los meridianos 92°26'47" y 92°29'15" longitud oeste. El área decretada comprende 2,025 ha. (Diario Oficial de la Federación, 1987) (Fig. 1)



Figura 1. Localización del área de estudio. Parque Estatal Agua Blanca (PEAB).

Dentro del PEAB se consideran tres zonas de manejo: la natural, la de recuperación y la de uso público, las cuales se dividen a su vez en uno o varios sectores, de acuerdo a sus características particulares.

**Zona natural:** cuenta con una superficie de 1,418 ha, lo que representa el 70.05% del PEAB.

**Zona de recuperación:** cuenta con una superficie de 562 ha, lo que representa el 27.70% del PEAB.

**Zona de uso público:** cuenta con una superficie de 43.25 ha, lo que representa el restante 2.25% del PEAB.

No se autorizara ni permiten la ejecución de obra pública ni privada dentro en la zona natural y zona de recuperación dejando establecida la veda total e indefinida del aprovechamiento de flora silvestre en estas áreas de tal manera que se prohíbe en todo tiempo coleccionar, cortar, extraer o destruir cualquier espécimen de la misma dentro de los límites de dichas zonas, así como la veda total e indefinida del aprovechamiento de la fauna silvestre prohibiéndose en todo tiempo cazar, capturar o realizar cualquier acto que lesione la vida o la integridad de la misma. Se autorizará y permitirá la ejecución de obra pública dentro del área definida como zona de uso público salvo la estrictamente necesaria para su acondicionamiento, conservación y desarrollo.

La altitud en los terrenos del PEAB va de los 100 a los 200 msnm. Forma parte de la provincia fisiográfica Sierra de Chiapas, donde se distinguen las unidades fisiográficas "llanura cárstica" y "uvala". El clima es cálido húmedo Af (m) w" (i)g con lluvias todo el año; la temperatura promedio anual es de 25.5° C y la precipitación promedio anual es de 3500 mm, distribuidos en una temporada lluviosa (junio-noviembre; media mensual de 419.8 mm) y otra con lluvias escasas (diciembre-mayo media anual de 174.9 mm) (INEGI, 2005).

El PEAB forma parte de la región "hidrológica cuenca Grijalva-Usumacinta", en la cuenca del Río Grijalva-Villahermosa y subcuenca Río Macuspana; presenta ríos subterráneos que se forman del escurrimiento que desciende de la serranía dando origen a cascadas

y albercas naturales. La red hidrológica superficial es dendrítica, torrencial con drenes cortos que desaparecen en las grutas del Parque (INEGI, 2005).

La vegetación corresponde a selva alta perennifolia, generalmente dominada por árboles de más de 30 m., con abundantes bejucos y plantas epifitas. Las plantas más importantes en esta selva son: canshan (*Terminalia amazonia* J. F. Gmel), ramón (*Brosimum alicastrum* Swarts), palo mulato (*Bursera simaruba* (L.) Sarg), guapaque (*Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith), caoba (*Swietenia macrophylla* King), zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. E. Moore y Stearn), ceiba (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn), botoncillo (*Rinorea guatemalensis* S. Watson) entre otros. Se caracteriza por tener una diversidad de 1950 especies de plantas, siendo uno de los últimos remanentes de vegetación natural en la región (Miranda y Hernández, 1963; INEGI, 2001).

Los suelos, desarrollados *in situ*, son derivados de la desintegración de rocas calizas y se clasifican como rendzinas; son delgados y con presencia de un horizonte "A" de color oscuro, rico en nutrientes, con una profundidad promedio de 20 cm, el cual está localizado arriba de un horizonte "C" o roca madre (Castillo y Zavala, 1996). Las rocas originadas durante el Mesozoico, Cretácico superior, son sedimentarias, calizas de grano fino compactadas, de espesores medianos a gruesos de color gris oscuro (INEGI, 2001).

## 5.1 Selección de los sitios de muestreos

Se eligieron tres parcelas de 100 m x 100 m. Las parcelas fueron caracterizadas previamente por Mondragón (2013) usando el método "métrica del disturbio crónico" (Martorell y Peters, 2005) que evalúa 10 criterios (Tabla 1).

Para determinar el grado de perturbación de los sitios se realizó un recorrido dentro de las parcelas y se registró la presencia o ausencia de los criterios y sumándose se obtuvo un rango para cada parcela. (Tabla 2). Mediante los rangos de puntaje se categorizó a las parcelas, aquella que presentó un mayor número de puntaje se categorizó como perturbada y la que presentó el menor número como conservada y una con rango medio como semiconservada.

**Tabla 1. Criterios de evaluación considerados para la categorización de las parcelas.**

Criterios	Valoración de criterios			
	0	1	2	3
Presencia de plantas macheteadas	Sin presencia de plantas macheteadas	Presencia a más de 200 m y menos de 300 m	Presencia a más de 100 m y menos de 200 m	Presencia de plantas macheteadas en la parcela
Número de caminos humanos	0	1	>2	>3
Cobertura de caminos humanos	0	<0.5	>0.5 <1.5	>1.5
Cercanía de poblaciones	Población a más de 5 km	Población a más de 3 km	Población a menos de 1 km	Zona aledaña al poblado
Presencia de actividad agrícola	Sin presencia de actividad agrícola.	Presencia de zonas agrícolas abandonadas a más de 200 m	Presencia de actividad agrícola a menos de 200 m	Presencia de actividad agrícola a menos de 100m
Evidencia de incendio	Sin evidencia de incendio.	Evidencia a más de 200 m y menos de 300 m	Evidencia a más de 100 m y menos de 200 m	Evidencia de incendio en la parcela
Cacería	Sin presencia de cacería.	Presencia a más de 200 m y menos de 300 m	Presencia a más de 100 m y menos de 200 m	Presencia de cacería en la parcela
Presencia de especies domésticas	Sin presencia de especies-	Presencia a más de 200 m y menos de 300 m	Presencia a más de 100 m y menos de 200 m	Especies domésticas presentes en la parcela
Presencia de residuos sólidos	Sin presencia de residuos sólidos	Escasos	Poco abundantes	Abundantes
Porcentaje de cobertura del dosel	<10%	30%	60%	>80%

**Tabla 2. Valores de puntuación de los criterios de evaluación de las parcelas.**

Valoración	Rangos de puntaje
Conservada	0-10
Semiconservada (SC)	10-20
Perturbada (P)	20-30

## 5.2 Descripción de los sitios de estudio

### ***Parcela conservada***

Se ubica a 2 km de la zona de uso publico cascada arriba, ubicada entre los paralelos  $17^{\circ} 37' 30''$  N  $92^{\circ} 28' 35''$  O, entre 100-200 msnm, el dosel es muy denso, debido a que presenta 92.37% de cobertura vegetal (Fig. 2). El contenido de materia orgánica de 12% y carbono 7.1%, el pH registrado es neutro (7), la temperatura del suelo de  $23.4^{\circ}\text{C}$  y la humedad ambiental de 81.24%, con una acumulación de hojarasca en el suelo de 3.4 cm de espesor.



Figura 2. Sitios de estudio. Parcela conservada

### ***Parcela semiconservada***

Se ubica a 3 km cascada arriba entre los paralelos  $17^{\circ} 36' 37''$  N  $92^{\circ} 27' 09''$  O entre 180-200 msnm Presencia de vegetación secundaria (Fig. 3). Dosel con 80% de cobertura. El contenido de materia orgánica para la parcela es de 9.66% y de carbono con 7%. El pH neutro (7), la temperatura del suelo de  $23^{\circ}\text{C}$  y humedad ambiental de 80.5%, la cantidad de hojarasca acumulada en el suelo de 3.6 cm de espesor.



**Figura 3. Sitio de estudio. Parcela semiconservada**

***Parcela perturbada.***

Se ubica cascada abajo entre los paralelos  $17^{\circ} 37' 24''$  N  $92^{\circ} 28' 22''$  O entre 80-100 msnm (Fig. 4). El dosel es abierto, con 72.22% de cobertura vegetal, con presencia de vegetación secundaria y zonas deforestadas. El contenido de materia orgánica fue de 12.61% y de carbono con 7.5 %, el pH registrado para el sitio es neutro (7), la temperatura del suelo de  $24^{\circ}\text{C}$  y humedad ambiental de 80% y la cantidad de hojarasca acumulada en el suelo fue de 2.6 cm de espesor.



**Figura 4. Sitios de estudio. Parcela perturbada**

## 6 MATERIALES Y MÉTODO

### 6.1 Diseño del muestreo

Se realizaron siete muestreos en cada una de las tres parcelas. En cada parcela se establecieron tres transectos al azar de 20 m de largo y 3 m de ancho (Fig. 5), obteniendo un total de 21 transectos por parcela.



Figura 5. Establecimiento de los transectos en las parcelas seleccionadas (AyB).

### 6.2 Muestreo del suelo

Se tomaron tres muestras de suelo por transecto (principio, medio y final), posteriormente, fueron mezcladas para obtener una muestra compuesta. Cada muestra consistió de 10 g del de suelo del horizonte A. Las muestras se depositaron por separado en bolsas de polipapel estériles, correctamente etiquetadas. Una vez en el laboratorio, el suelo se dejó secar a temperatura ambiente para su posterior procesamiento (Fig. 6).



**Figura 6. Toma de muestras de suelo. A) Colecta de suelo, B) Muestras de suelo en bolsas esteriles, C) Secado de suelo.**

### **6.3 Aislamiento de los micromicetos del suelo**

Para el aislamiento de los micromicetos se empleó la técnica de lavado de suelo (Bills y Polishook, 1994), que consistió en someter la muestra (1 g de suelo peso seco) a un lavado intenso a través de tamices (0.710 – 0.063 mm de luz de malla), con las partículas que quedaron retenidas en el último tamiz se hizo una suspensión en un tubo de ensayo con 10 ml de una solución estéril de agua destilada y Tween 80 al 0.05 %, la cual fue sometida a tres lavados adicionales con el uso de un vortex para homogeneizar la muestra con el fin de eliminar el exceso de esporas y dejar únicamente las partículas de suelo con pedazos de micelio en estado activo (Fig. 7 y 8)

Una vez realizados los lavados, se colocó 1 ml de muestra en una caja de Petri con Agar Papa Dextrosa (PDA) adicionado con antibiótico y rosa de bengala. Las cajas de Petri se incubaron a 25°C por un periodo de tres a cinco días (Fig. 8).

Después del tercer día de incubación, las cajas se observaron bajo un microscopio estereoscópico y se aislaron las colonias morfológicamente diferentes en cajas de Petri con PDA (Fig. 9).



Figura 7. Preparación de las muestras de suelo. A) Trituración del suelo y B) tamizado de suelo.



Figura 8. Lavado e inoculación de partículas de suelo. A) Lavado de suelo en microtamices, B) suspensión de partículas de suelo, C) inoculación de partículas de suelo en el medio de cultivo.

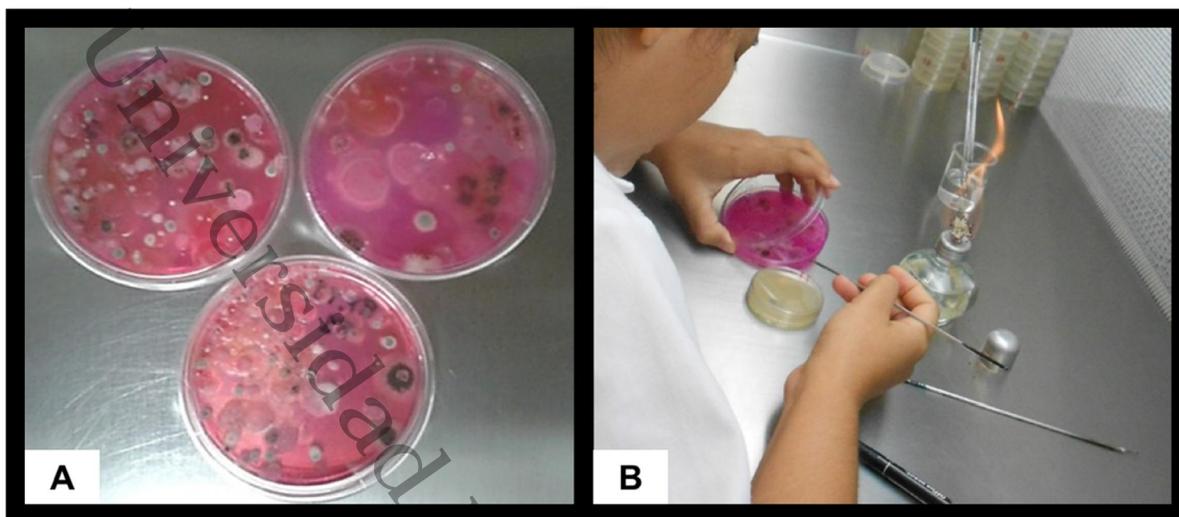


Figura 9. Aislamiento de Colonias. A) Crecimiento de las colonias de hongos después de 3 días de incubación, B) Aislamiento de colonias morfológicamente diferentes.

#### 6.4 Identificación de los micromicetos del suelo

Una vez que se desarrollaron las colonias morfológicamente similares fueron agrupadas, y se procedió a transferirlas a medios de cultivos adecuados para su identificación, sometiéndose a las condiciones sugeridas para su determinación en libros y claves especializadas (Fig. 10), *Aspergillus*, *Paecilomyces*, *Trichoderma* y *Zygomycetes* (Domsch y Gams, 1993) *Penicillium*, (Klitch y Pitt, 1988) *Aspergillus* (Pitt, 2000) *Penicillium* (Brown y Smith, 1957) *Paecilomyces* (Samson 1974). Para registrar los colores de las colonias, se utilizó la guía Kornerup y Wanscher (1978). Las cepas se conservan *ex situ* en tubos de ensayo con agar extracto de malta (EMA) en el Cepario del Laboratorio de Micología de la División Académica de Ciencias Biológicas-UJAT.

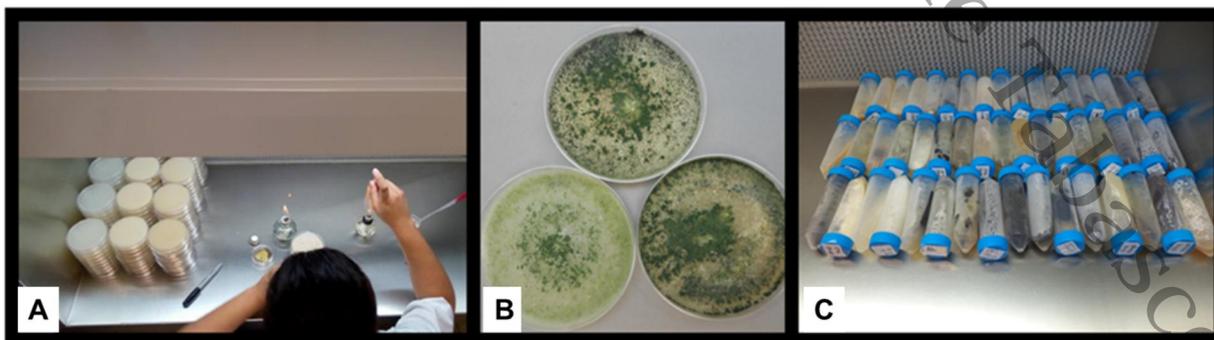


Figura 10. Transferencia de colonias a medios de cultivo y tubos. A) y B) Colonias de *Trichoderma* con 6 días de crecimiento, C) Tubos con colonias de micromicetos.

Para observar en el microscopio las estructuras, así como para realizar mediciones y tomar fotografías, se elaboraron microcultivos (Fig. 11) y preparaciones permanentes (con alcohol polivinílico como medio de montaje) y semipermanentes (con lactofenol como medio de montaje) (Fig. 12).



Figura 11. Elaboración de microcultivos. A) y B) Colocación de agar en el portaobjetos, C) incubación de microcultivos.



Figura 11. Preparación de preparaciones permanentes. A) Colocación de micelio B) Cajas de almacenamiento de las preparaciones y C) Observación de preparaciones al microscopio compuesto.

## 7 PROCESAMIENTO DE LOS DATOS

### 7.1 Medición de las variables independientes

Para cada uno de los muestreos y las parcelas se evaluaron las siguientes variables utilizando el software PAST (ver. 1.84) y SpadeR (online) (Hammer et al., 2001).

- a) Riqueza de especies (S) es el número total de especies presentes en una parcela.
- b) Abundancia de colonias, como número total de colonias de una especie aisladas a partir de 1 g de suelo seco.
- c) Frecuencia total de ocurrencia (Fr%) es el número de veces que aparece una especie dividido entre 21 (número total de los siete muestreos en las tres parcelas), multiplicado por 100.

$$f = \frac{\text{numero total de aislamientos de una especie}}{\text{numero total de aislamientos del sitio}} \times 100$$

- d) Para comparar los patrones de abundancia de hongos entre las diferentes parcelas con diferentes grados de perturbación se usaron curvas de rango-abundancia o de Whittaker (Feinsinger 2001). Estas curvas permiten identificar visualmente el número de especies, la abundancia, y si las distribuciones de abundancia de las especies varían entre condiciones de perturbación (Feinsinger 2001).
- e) La Diversidad, se calculó mediante la fórmula de diversidad verdadera:

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

Donde:

$p_i$  es la abundancia de la especie  $i$  dividida entre la suma total de abundancias de las  $S$  especies que integran la comunidad, y el exponente  $q$  es el orden de la diversidad (Jost,

2006). El exponente  $q$  determina la influencia de las abundancias relativas de las especies en el índice de diversidad.

Se calculó la diversidad con dos valores de  $q$ : 0 y 1. Con  $q = 0$  la diversidad es de orden cero ( ${}^0D$ ) y no considera las abundancias de las especies, por lo que equivale a la riqueza de especies. Con  $q = 1$  todas las especies son incluidas con un peso exactamente proporcional a su abundancia en la comunidad ( ${}^1D$ ). De esta manera, la diversidad se mide en número de especies efectivas, que es el número de especies que tendría una comunidad virtual en la que todas las especies fueran igualmente comunes, conservando la abundancia relativa promedio de la comunidad estudiada (Jost, 2006). Una de las características más importantes del número de especies efectivas es que permite evaluar directamente la magnitud de cambio entre comunidades (Jost 2006; García-Morales et al. 2011; Moreno et al. 2011). Los valores de diversidad fueron calculados mediante el programa online SpadeR (Chao y Chiu, 2015).

- f) Equitatividad. Se midió dividiendo el índice de diversidad de Shannon, entre el logaritmo del número de taxones.
- g) Para conocer el número de especies que comparten las parcelas se empleó el índice de similitud cuantitativo de Sørensen, mediante la siguiente fórmula. La similitud se expresa en valores de 0 (sin similitud) a 1 (absoluta similitud).

$$I_{Scuant} = \frac{2pN}{aN + bN}$$

$aN$ = número total de individuos en el sitio A

$bN$ = número total de individuos en el sitio B

$pN$ = sumatoria de la abundancia más baja de cada una de las especies compartidas entre ambos sitios.

## 7.2 Análisis estadísticos de los datos

Para identificar diferencias en la abundancia (colonias), en la riqueza y en el índice de diversidad de los micromicetes saprobios entre las parcelas, se llevaron a cabo análisis de varianza de una vía y pruebas de medias de Tukey Post Hoc; estos análisis se efectuaron utilizando el programa STATISTICA 7.0 para Windows (StatSoft Inc., 2007).

Mediante un análisis de regresión lineal simple, se exploró la relación entre las variables abundancia, riqueza y diversidad del género *Trichoderma* con las variables ambientales (cobertura vegetal, contenido de materia orgánica, carbono, pH, temperatura, humedad ambiental y cantidad de hojarasca acumulada en el suelo).

## 8 RESULTADOS

**Artículo científico en preparación para enviarse para su publicación en la Revista Mexicana de Biodiversidad.**

**Diversidad de hongos del suelo en tres sitios con diferente grado de perturbación en un área natural protegida en Tabasco, México.**

Litzajaya Sánchez Hernández<sup>a</sup>

J. Edmundo Rosique Gil<sup>a</sup>

Rodrigo García-Morales<sup>b</sup>

Rosa María Arias<sup>c</sup>

Coral J. Pacheco Figueroa<sup>a</sup>.

*<sup>a</sup>División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Km. 0.5 Carretera Villahermosa-Cárdenas, 86039 Tabasco, México.*

*[litzajayas90@hotmail.com](mailto:litzajayas90@hotmail.com) [erosique@hotmail.com](mailto:erosique@hotmail.com) [pachecoral@gmail.com](mailto:pachecoral@gmail.com)*

*<sup>b</sup>Centro del Cambio Global y la Sustentabilidad en el Sureste A.C. Calle del Centenario del Instituto Juárez s/n, Colonia Reforma, Villahermosa, Tabasco, C.P. 86080, México*

*[rodrigo.garcia@ccgss.com](mailto:rodrigo.garcia@ccgss.com)*

*<sup>c</sup>Instituto de Ecología, A.C., Km. 2.5 antigua carretera a Coatepec 325, Congregación El Haya, Xalapa, Veracruz, México. C.P. 91070.*

*[rosy.arias@inecol.mx](mailto:rosy.arias@inecol.mx)*

## Resumen

La respuesta de las comunidades de micromicetes saprobios a las perturbaciones ha sido poco estudiada en las selvas tropicales. Debido a que el cambio de uso del suelo por la intensificación de la agricultura y la ganadería extensiva ha afectado a los ecosistemas presentes en el estado de Tabasco, el objetivo de este estudio fue determinar el efecto de las perturbaciones en tres parcelas con diferente grado de perturbación en un ANP sobre la diversidad de micromicetes saprobios. Para ello, se tomaron muestras de suelo de tres parcelas (conservada, semiconservada y perturbada). Los hongos del suelo se aislaron usando la técnica de lavado de partículas de suelo. Las preparaciones se revisaron bajo el microscopio compuesto y la identificación se realizó con la ayuda de claves taxonómicas específicas. Como resultados, se aislaron 1407 colonias, ubicadas en 119 cepas. Los géneros más diversos durante el muestreo fueron *Penicillium* (29 sp.), *Paecilomyces* (14 sp.), *Trichoderma* (13 sp.) y *Aspergillus* (11 sp.). Los resultados de la abundancia, diversidad y equitatividad muestran que existen diferencias significativas entre las parcelas. En las parcelas conservada y semiconservada, la riqueza, diversidad y equitatividad fueron significativamente mayores que en la perturbada, sin embargo, la abundancia fue mayor en el sitio con mayor perturbación. Estas diferencias, sugieren que, las perturbaciones tienen un efecto sobre la diversidad de especies de micromicetes saprobios, lo que provoca cambios en la estructura de la comunidad de este grupo de organismos.

## Palabras clave

Micromicetes, Selva alta perennifolia, Diversidad verdadera,

## Introducción

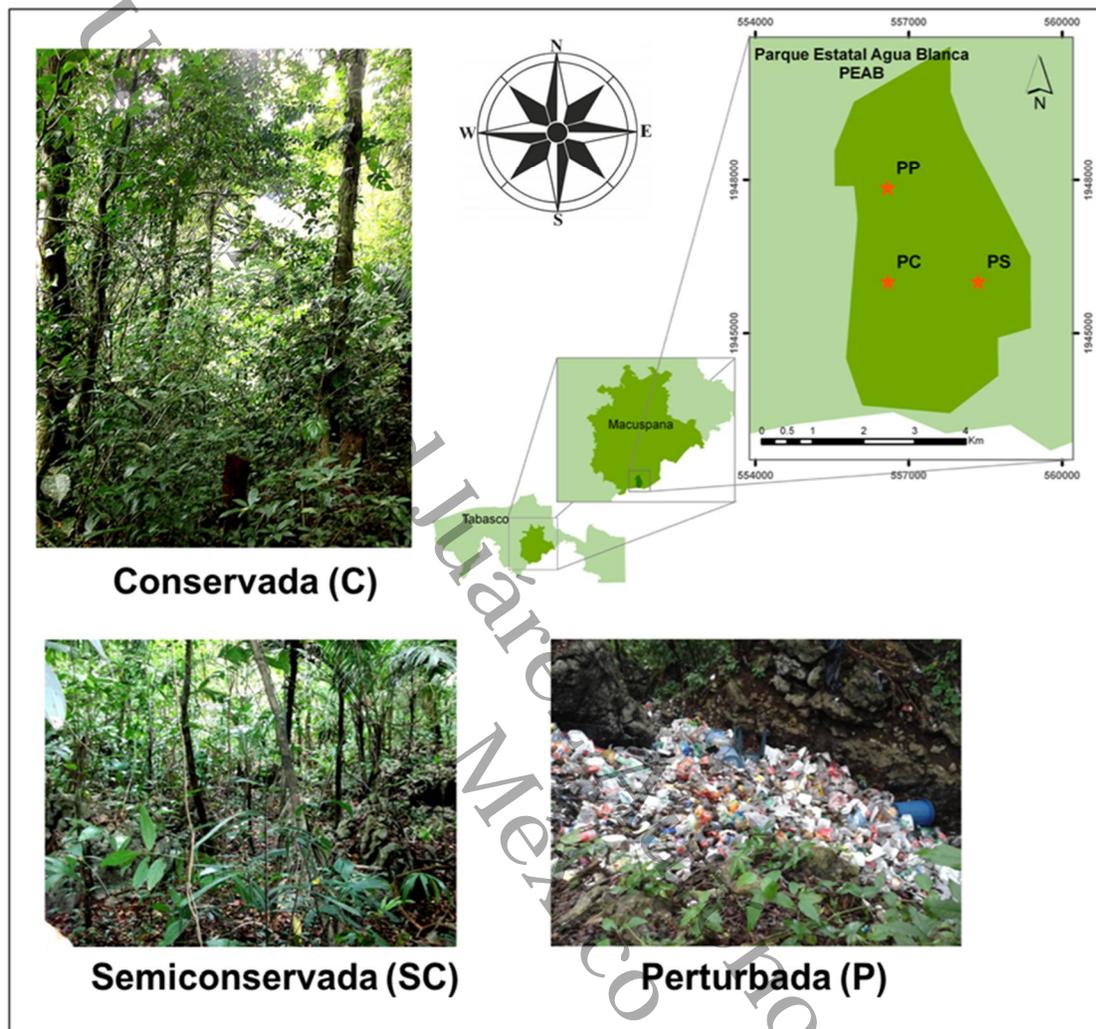
Los hongos desempeñan una serie de funciones importantes en la dinámica de los ecosistemas, como saprófitos, son los principales descomponedores de la materia orgánica, y son esenciales en el reciclaje de nutrientes en los ecosistemas (Jensen, 1974). Sin embargo, a pesar de su importancia ecológica, aún desconocemos su diversidad en ecosistemas tan diversos como las selvas tropicales, además, muy pocos estudios abordan el efecto de las perturbaciones sobre este grupo de microorganismos, por lo que muchas especies de hongos pueden desaparecer antes de ser descubiertas (Chaverri y Vilchez, 2006).

El cambio de uso del suelo por la intensificación de la agricultura y la ganadería extensiva ha afectado a los ecosistemas presentes en el estado de Tabasco, así mismo la perturbación de la estructura vegetal por tala selectiva o deforestación da como resultando un sitio pobre en reclutamiento de plántulas y con alta mortalidad de las mismas, incluyendo la compactación del suelo y el consecuente aumento en la escorrentía pluvial, pérdidas de materia orgánica y nutrientes, cambio en la composición de plantas herbáceas y aumento en las trepadoras, entre otras alteraciones ecológicas (Singh, 1976); todo lo anterior afecta la distribución y composición de las comunidades fúngicas ya que la riqueza de los hongos se encuentra relacionada con la diversidad vegetal y factores físico-químicos del suelo. El objetivo de este estudio fue I) determinar el efecto de tres diferentes niveles de perturbación sobre la diversidad de hongos del suelo, II) Comparar las especies en los tres niveles de perturbación y III) Evaluar su frecuencia de aparición y diversidad fúngica.

## **Materiales y método**

### **Área de estudio**

El estudio se realizó en el área natural protegida Parque Estatal Agua Blanca (PEAB), en el estado de Tabasco, México. El PEAB se ubica en la porción oeste y noroeste de la Región Sierra de Tabasco, entre los paralelos 17°35'30" y 17°38'30" latitud norte y entre los meridianos 92°26'47" y 92°29'15" longitud oeste, con una elevación máxima de 200 msnm (Figura 1). Presenta suelos tipo rendzinas; delgados y con presencia de un horizonte "A" de color oscuro, rico en nutrientes, el cual está localizado arriba de un horizonte "C" o roca madre. Su clima es cálido húmedo con lluvias todo el año Af (m) w" (i) g, la temperatura promedio anual fluctúa entre los 23 y 26°C, mientras que la precipitación promedio anual que va de 2100 a 3200 mm. El sitio cuenta con una extensión superficial de 2,025 Ha. principalmente de selva alta perennifolia que cuenta con una alta biodiversidad vegetal (estimación de 1950 especies de plantas) generalmente dominada por árboles de más de 30 m de altura con abundantes bejucos y plantas epifitas. Algunas de las especies de árboles que dominan son: canshan (*Terminalia amazonia*), ramón (*Brosimum alicastrum*), palo mulato (*Bursera simaruba*), guapaque (*Dialium guianense*) y caoba (*Swietenia macrophylla*), entre otros, siendo uno de los últimos remanentes de vegetación natural en la región (García, 1988; INEGI, 2005).



**Figura 1. Localización del Parque Estatal Agua Blanca**

### **Diseño del muestreo**

Para obtener las muestras se establecieron 3 parcelas de 100 x 100 cada una, las cuales fueron previamente categorizadas y seleccionadas de acuerdo al método de Martorell y Peters (2005), y se asignaron diferentes niveles de perturbación: Conservada (C), Semiconservada (SC) y Perturbada (P). Se evaluó la apertura del dosel con un densitómetro de Lemmon (densa o fragmentada), distancia del borde, cercanía de caminos, presencia de actividades humanas (caza, cultivos y tala selectiva.) y la presencia de residuos sólidos. Variables que consideramos adecuadas

como descriptores del grado de conservación de las parcelas ya que cada una indica una mayor intensidad de perturbación.

Se realizaron siete muestreos entre los meses de octubre del 2014 y junio del 2015. En cada parcela, se trazaron tres transectos de 20 m de largo ubicados al azar. En cada transecto, se tomaron tres muestras (principio, medio y final) de 10 g de suelo del horizonte "A". Posteriormente, las muestras se mezclaron, para obtener una muestra compuesta por parcela. Las muestras de suelo se trasladaron al laboratorio. El suelo se secó a temperatura ambiente hasta su procesamiento.

### **Aislamiento e identificación**

Las cepas se procesaron mediante la técnica de lavado de partículas de suelo (Bills y Polishook, 1994) y se inocularon cajas de Petri con medio de cultivo DBRC (rosa de bengala con dicloran y clorafenicol OXOID). Las cuales se incubaron a 25°C durante cinco días. Una vez que las colonias crecieron, se transfirieron a tubos con medio de cultivo papa dextrosa agar (PDA). La identificación taxonómica se basó en características morfológicas que se observaron en el microscopio óptico para lo que se prepararon laminillas semipermanentes y permanentes y se realizó con la ayuda de bibliografía especializada (Gams, 1971; Ellis, 1971,1976; Pitt, 1979; Domsch et al., 1980; Sutton, 1980; Kiffer y Morelet, 2000; Klich, 2002; Watanabe, 2002; Samuels et al., 2002; 2009 a y b. Chaverri et al., 2003; Frisvad y Samson, 2004; Park et al., 2006; Grafenhan et al., 2011).

### **Análisis de los datos**

Para describir la comunidad de hongos en cada condición de perturbación se consideraron las siguientes variables comunitarias:

I) La riqueza de especies; es el número total de especies presentes en cada parcela, II) la abundancia (número total de colonias aisladas de una especie en cada parcela), III) la frecuencia de aparición; esta se calculó a partir del número de transectos en los cuales se presentó una especie dividido entre el número total de presencias de las especies en la parcela, multiplicado por 100.

$$\%Fra = \frac{\text{número de apariciones de la especie "x" en los 2 transectos}}{\text{número total de apariciones de las especies en la parcela}} \times 100$$

Con estos valores se calculó la diversidad de hongos para cada parcela mediante la fórmula de diversidad verdadera:

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

Donde  $p_i$  es la abundancia de la especie  $i$  dividida entre la suma total de abundancias de las  $S$  especies que integran la comunidad, y el exponente  $q$  es el orden de la diversidad (Jost 2006). El exponente  $q$  determina la influencia de las abundancias relativas de las especies en el índice de diversidad. Para este trabajo, la diversidad se calculó con dos valores de  $q$ : 0 y 1. Con  $q = 0$  la diversidad es de orden cero ( ${}^0D$ ) y no considera las abundancias de las especies, por lo que equivale a la riqueza de especies (Jost, 2006). Con  $q = 1$  todas las especies son incluidas con un peso exactamente proporcional a su abundancia en la comunidad ( ${}^1D$ ). De esta manera, la diversidad se mide en número de especies efectivas, que es el número de especies que tendría una comunidad virtual en la que todas las especies fueran igualmente comunes, conservando la abundancia relativa promedio de la comunidad estudiada (Jost 2006). Una de las características más importantes del número de especies efectivas es que permite evaluar directamente la magnitud de cambio entre comunidades (Jost 2006; García-Morales et al. 2011; Moreno et al. 2011). Los valores de diversidad fueron calculados mediante el programa online SpadeR (Chao y Chiu 2015).

Para comparar los patrones de abundancia de hongos entre las diferentes parcelas con diferentes grados de perturbación se usaron curvas de rango-abundancia o de Whittaker (Feinsinger 2001). Estas curvas permiten identificar visualmente el número de especies, la abundancia, y si las distribuciones de abundancia de las especies varían entre condiciones de hábitat (Feinsinger 2001).

Para conocer el número de especies que comparten las parcelas se empleó el índice de similitud cuantitativo de Sørensen, mediante la siguiente fórmula. La similitud se expresa en valores de 0 (sin similitud) a 1 (absoluta similitud).

$$I_{Scuant} = \frac{2pN}{aN + bN}$$

$aN$  = número total de individuos en el sitio A

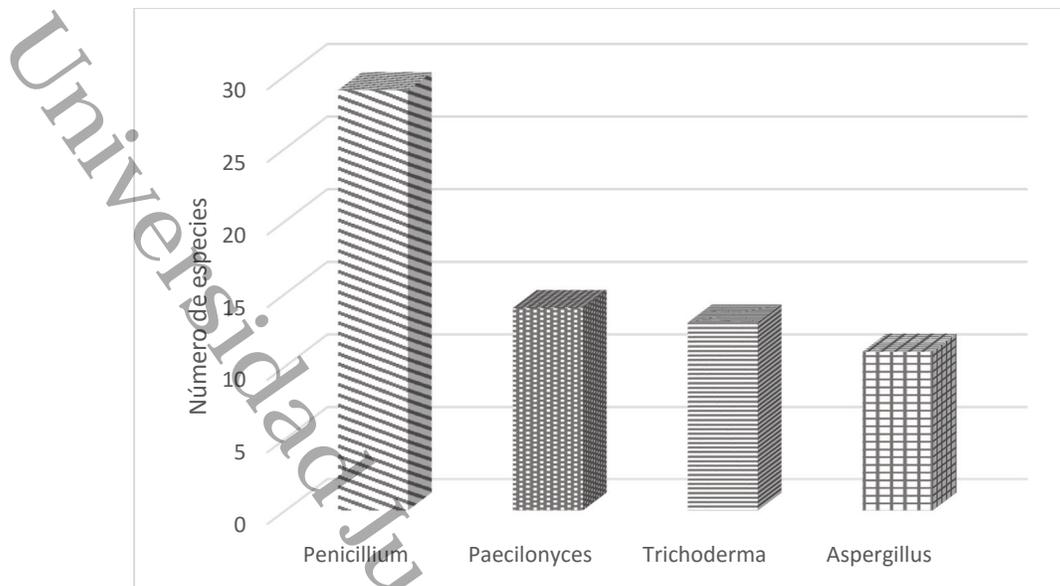
$bN$  = número total de individuos en el sitio B

$pN$  = sumatoria de la abundancia más baja de cada una de las especies compartidas entre ambos sitios.

Para identificar diferencias en la abundancia de colonias entre las parcelas, se llevaron a cabo análisis de varianza de una vía y pruebas de medias de Tukey Post Hoc; estos análisis se efectuaron mediante el programa STATISTICA 7.0 para Windows (StatSoft Inc., 2007).

## Resultados

A partir de 63 muestras compuestas de suelo se aislaron 1407 colonias; se distinguieron 119 cepas; 72 se identificaron a nivel de especie, 35 a nivel de género y 12 levaduras se ubicaron solamente como morfo-especies. Los géneros con altos valores de riqueza de especies durante los muestreos fueron *Penicillium* (29 sp.), *Paecilomyces* (14 sp.), *Trichoderma* (13 sp.) y *Aspergillus* (11 sp.) (Figura 12).



**Figura 2. Géneros con altos valores de riqueza de especies en el estudio para el PEAB.**

### **Riqueza, abundancia, diversidad y equitatividad de especies**

El número más alto de especies se encontró en la parcela C (97 especies) y el menor en la parcela P (81 especies).

La abundancia total de colonias en las tres parcelas varió de 369 a 555 colonias. La abundancia tuvo diferencias significativas entre las parcelas (ANOVA  $F= 9.47$ ,  $p=0.000265$ ). La parcela SC presentó una menor abundancia de colonias (369) que en la parcela C ( $t= 0.027$ ) y la P ( $t= 0.00028$ ). Por otro lado, la abundancia de colonias fue mayor en la parcela P (555) y en la C (483), no encontrándose diferencias significativas entre ellas ( $t= 0.22$ ).

El índice de diversidad verdadera presentó valores de 32.69 a 52.12 especies efectivas y varió de manera significativa entre las parcelas ( $p= 0.005$ ). La parcela C tiene una mayor diversidad de especies que la SC y la P ( $t>0.05$ ).

De igual forma, la equitatividad presentó diferencias significativas entre las parcelas ( $F= 5.64$ ,  $p= 0.005$ ). La parcela SC obtuvo el valor más alto (0.95) con una diferencia significativa con la parcela P ( $t= 0.009$ ).

### Similitud en la composición de las especies de micromicetes saprobios

De acuerdo a los valores obtenidos mediante el índice de Sørensen, la similitud entre los sitios fue baja. Las parcelas SC y C tuvieron la mayor similitud; mientras que el valor de similitud más bajo se presentó entre la P y la SC.

**Tabla 1. Similitud de la composición de especies de los micromicetes saprobios entre los sitios de estudio, calculada por medio del índice de Sørensen.**

	Conservada	Semiconservada	Perturbada
Conservada		0,33	0,23
Semiconservada	0,33		0,06
Perturbada	0,23	0,06	

### Patrones de abundancia de especies

Los patrones de distribución de la abundancia-dominancia de las especies fueron similares entre las parcelas C y SC, sin embargo, el patrón fue diferente en la parcela P. En esta última, se distinguen claramente tres especies dominantes (Figura 13). Además, la mayoría de las especies de la parcela C presentaron baja abundancia. Las parcelas SC y P comparten solamente una especie dominante. En la parcela C las especies dominantes fueron *Asteromyces cruciatus*, *Trichoderma asperellum* y *Sporobolomyces roseus*, mientras que en la SC las especies que dominaron fueron *Sporobolomyces roseus*, *Penicillium citrinum*, y *Trichoderma atroviride*. Por

último, en la P las especies dominantes son consideradas oportunistas: *Aspergillus niger*, *Aspergillus japonicus* y *Penicillium citrinum*.

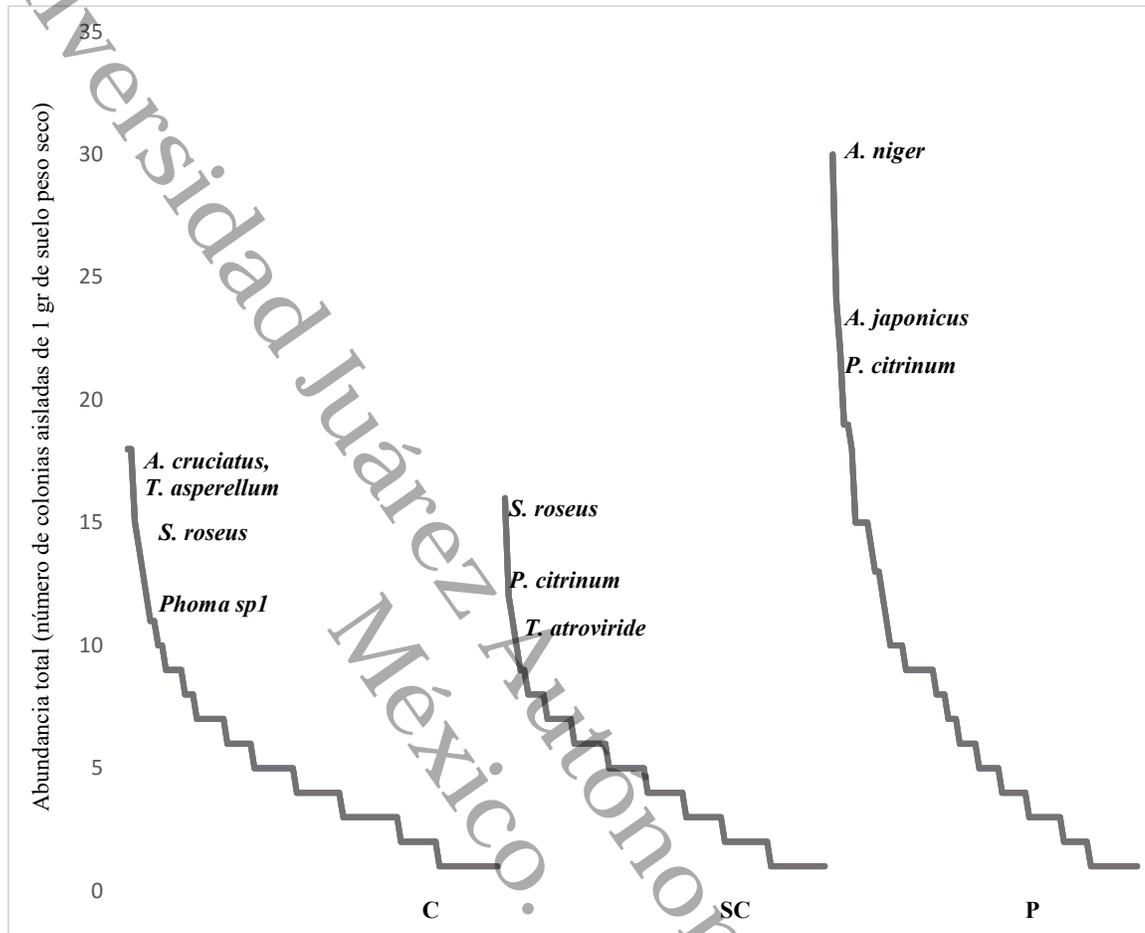


Figura 3. Curvas de abundancia-dominancia de los micromicetes saprobios en las parcelas

## Discusión

La mayoría de los estudios de comunidades de micromicetes del suelo se han realizado en zonas templadas y en suelos cultivados (Widden y Parkinson, 1978; Bissett y Parkinson, 1979; Wacha y Tiffany, 1979; Clarke y Christensen, 1981; Persiani y Maggi, 1988; Steiman et al., 1997; Persiani et al., 1998; States y Christensen, 2001; Cabello y Arambarri, 2002; Klich, 2002; Okoth et al., 2007; Grishkan y Nevo, 2008; Sun et al., 2017), siendo escasos los trabajos en zonas tropicales (Bettucci y Roquebert, 1995 Tokumasu y Aoiki, 2002; Fracetto et al., 2013; Peay et al., 2013; Mueller et al., 2014; Lucheta et al., 2016).

Las especies de micromicetes obtenidas en este estudio corresponden a la micobiota común del suelo. Los géneros con mayor número de especies fueron *Penicillium*, *Paecilomyces*, *Trichoderma* y *Aspergillus*. Se considera que las especies de estos géneros tienen la capacidad de sobrevivir, desarrollarse y reproducirse en condiciones adversas (Johnson, 2008), por lo que son considerados hongos con distribución mundial que se caracterizan por su rápido crecimiento y abundante esporulación (Samson et al., 2014).

Otro factor que podría explicar la presencia de estas especies, es su alta capacidad saprobiótica, por la que aparecen con frecuencia como especies dominantes en suelo en regiones templadas como tropicales (Christensen, 1981). El género *Aspergillus* en particular, es predominante en zonas tropicales y subtropicales (Klich, 2002).

Los resultados obtenidos muestran que existe una alta riqueza de micromicetes saprobios (119 morfocolonias). Solo nueve de las especies encontradas no han sido reportadas en México y en Tabasco, una gran parte de las morfoespecies (41) podrían ser nuevas especies para la ciencia.

Los resultados de la abundancia, diversidad y equitatividad muestran que existen diferencias significativas entre las parcelas, lo cual indica que perturbaciones tales como la

deforestación y sustitución de la vegetación original por pastizales y terrenos agrícolas, afectan a las comunidades ecológicas de este grupo de organismos.

La parcela C es el sitio con una mayor cobertura del dosel y donde no se han presentado cambios del uso del suelo esto debido al difícil acceso al sitio por lo que tiene una mayor diversidad vegetal, al igual que la parcela SC donde las perturbaciones naturales como caída de árboles y apertura de claros aparentemente permite promover una mayor riqueza y diversidad de micromicetes del suelo.

En la parcela P la descarga de basura, la pérdida de la vegetación original, la presencia de cultivos dentro del sitio y la cercanía con el borde podrían ser la causa de la menor diversidad. Las altas abundancias en este sitio pueden deberse a que hongos que tienen una alta capacidad competitiva, se convierten en el componente dominante de las comunidades de micromicetes del suelo. Este resultado es similar a lo reportado por Grishkan et al., (2009), Hannula et al., (2010), Curlevski et al., (2010), Jirout et al., (2011) y Nie et al., (2012) quienes observaron que ante la conversión de selva tropical a plantación forestal influyen de manera sustantiva sobre las abundancias de las comunidades fúngicas.

Los valores de similitud muestran un bajo valor entre la parcela SC y la P, lo que puede sugerir que las perturbaciones causan una importante modificación en la comunidad fúngica. Por otra parte, las parcelas C y la SC tienen una mayor similitud, lo que puede deberse a la igualdad entre las condiciones ambientales y la estructura vegetal que existe entre las dos parcelas.

Los patrones de distribución de los micromicetes y sus ensambles han sido poco estudiados en ambientes tropicales; a la fecha no existen trabajos que detallen a las comunidades fúngicas. Ante la presión demográfica y la elevada tasa de deforestación en esta ANP existe la necesidad de conocer la diversidad de los micromicetes y adoptar otras alternativas para preservar su biodiversidad.

## **Financiación**

Este estudio fue apoyado por el proyecto PFI “Evaluación de la diversidad fúngica en vegetación con diferentes grados de perturbación en el Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco” con clave UJAT-2012-IB-14; CONACyT (706472) a través de la beca otorgada en programa de Maestría en Ciencias Ambientales de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Así mismo por la beca mixta CONACyT otorgada para realizar una estancia de investigación en el Instituto de Ecología A.C. Xalapa (LSH).

## **Agradecimientos**

La primera autora, agradece Al Laboratorio de Micromicetes Saprobios del INECOL, por las facilidades brindadas en la identificación de las especies de *Trichoderma*. Y al Centro del Cambio Global y la Sustentabilidad en el Sureste A.C por permitir la realización de una estancia de investigación.

## Referencias

- Bettucci, L. y Roquebert, M. F. (1995) Microfungi from a tropical rain forest litter and soil. *Nova Hedwigia*, 61, 111–118.
- Bissett, J. y Parkinson, D. (1979). Functional relationships between soil fungi and environment in alpine tundra. *Canadian Journal of Botany*, 57(15), 1642-1659.
- Cabello, M. y Arambarri, A. (2002). Diversity in soil fungi from undisturbed and disturbed *Celtis tala* and *Scutia buxifolia* forests in the eastern Buenos Aires province (Argentina). *Microbiological research*, 157(2), 115-125.
- Cairney, J. W. G. y Bastias, B. A. (n.d.). Influences of fire on forest soil fungal communities. <https://doi.org/10.1139/X06-190>
- Calderon-Aguilera, L. E., Rivera-Monroy, V. H., Porter-Bolland, L., Martínez-Yrizar, A., Ladah, L. B., Martínez-Ramos, M. y Búrquez, A. (2012). An assessment of natural and human disturbance effects on Mexican ecosystems: Current trends and research gaps. *Biodiversity and Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0218-6>
- Chao, A., Chiu, C. H., Hsieh, T. C., Davis, T., Nipperess, D. A. y Faith, D. P. (2015). Rarefaction and extrapolation of phylogenetic diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(4), 380-388.
- Chaverri, P., Castlebury, L. A., Samuels, G. J. y Geiser, D. M. (2003). Multilocus phylogenetic structure within the *Trichoderma harzianum*/*Hypocrea lixii* complex. *Molecular phylogenetics and evolution*, 27(2), 302-313.
- Chaverri, P. y Vilchez, B. (2006). *Hypocrealean* (Hypocreales, Ascomycota) Fungal Diversity in Different Stages of Tropical Forest Succession in Costa Rica 1. *Biotropica*, 38(4): 531-543.

Chao, A., Ma, K. H., Hsieh, T. C. y Chiu, C. H. (2015) Online Program SpadeR (Species-richness Prediction And Diversity Estimation in R). Program and User's Guide published at [http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software\\_download/](http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/).

Cho, H., Kim, M., Tripathi, B. y Adams, J. (2017). Changes in Soil Fungal Community Structure with Increasing Disturbance Frequency. *Microbial ecology*, 1-16.

Clarke, D. C. y Christensen, M. (1981). The soil microfungal community of a South Dakota grassland. *Canadian Journal of Botany*, 59(10), 1950-1960.

Curlevski, N. J. A., Xu, Z. H., Anderson, I. C. y Cairney, J. W. (2010). Diversity of soil and rhizosphere fungi under *Araucaria bidwillii* (Bunya pine) at an Australian tropical montane rainforest site. *Fungal Diversity*, 40(1), 12-22.

Domsch, K. H., Gams, W. y Anderson, T. H. (1980). *Compendium of soil fungi*. Volume 1. Academic Press (London) Ltd.

Ellis, M. B. (1971). *Dematiaceous hyphomycetes*. Comm. Mycol. Inst., Kew.

Ellis, M. (1976). *More dematiaceous hyphomycetes*. Comm. Mycol. Inst., Kew.

Feinsinger, P. (2001). *Designing field studies for biodiversity conservation*. Island Press.

Fracetto, G. G., Azevedo, L. C., Fracetto, F. J., Andreote, F. D., Lambais, M. R. y Pfenning, L. H. (2013). Impact of Amazon land use on the community of soil fungi. *Scientia Agricola*, 70(2), 59-67.

Frisvad, J. C., y Samson, R. A. (2004). Polyphasic taxonomy of *Penicillium* subgenus *Penicillium*. A guide to identification of food and air-borne terverticillate *Penicillia* and their mycotoxins. *Studies in mycology*, 49(1), 1-174.

Gams, W. (1971). Tolypocladium, eine Hyphomycetengattung mit geschwollenen Phialiden. *Persoonia-Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*, 6(2), 185-191.

García, E. (1988). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto Nacional de Geografía.

García-Morales, R., Moreno, C. E. y Bello-Gutiérrez, J. (2011). Renovando las medidas para evaluar la diversidad en comunidades ecológicas: el número de especies efectivas de murciélagos en el sureste de Tabasco, México. *Therya*, 2(3), 205-215.

Gräfenhan, T., Schroers, H. J., Nirenberg, H. I. y Seifert, K. A. (2011). An overview of the taxonomy, phylogeny, and typification of nectriaceous fungi in *Cosmospora*, *Acremonium*, *Fusarium*, *Stilbella*, and *Volutella*. *Studies in Mycology*, 68, 79-113.

Grishkan, I. y Nevo, E. (2007). Soil microfungus communities of 'Evolution Canyons' in Israel—extreme differences on a regional scale. *Biological journal of the Linnean Society*, 93(1), 157-163.

Grishkan, I., Tsatskin, A. y Nevo, E. (2009). Comparative mycobiological and edaphic analyses of two neighboring soil profiles on different lithologies in Upper Galilee, Israel. *Eur J Soil Biol*, 45(4), 341–350

Hannula, S. E., Boer, W. D. y Veen, J. A. V. (2010). In situ dynamics of soil fungal communities under different genotypes of potato, including a genetically modified cultivar. *Soil Biol Biochem*, 42(12), 2211–2223

INEGI. (2005). Síntesis de información geográfica del estado de Tabasco, anexo cartográfico. Instituto Nacional Estadística, Geografía e Informática. Ciudad de México, México.

Jensen, V. (1974). Descomposición de angiosperm tree leaf litter. In: (eds.) Dickinson, C. H. y Pugh, C. J. F. *Biology of plants litter decomposition*. Academic Press, London, England.

Johnson, E. M. (2008). Issues in antifungal susceptibility testing. *Journal of Antimicrobial Chemotherapy*, 61(suppl\_1), i13-i18.

Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375.

Jirout, J., Šimek, M. y Elhottová, D. (2011). Inputs of nitrogen and organic matter govern the composition of fungal communities in soil disturbed by overwintering cattle. *Soil Biol Biochem*, 43(3), 647-656.

Kiffer, E. y Morelet, M. (2000). *The Deuteromycetes, Mitosporic Fungi*. Science Publishing Inc. New Hampshire.

Klich, M. A. (2002). Biogeography of *Aspergillus* species in soil and litter. *Mycologia*, 94(1), 21-27.

Lucheta, A. R., de Souza Cannavan, F., Roesch, L. F. W., Tsai, S. M. y Kuramae, E. E. (2016). Fungal community assembly in the amazonian dark earth. *Microbial ecology*, 71(4), 962-973.

Martorell, C. y Peters, E. M. (2005). The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, 124(2), 199-207.

Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E. y Pavón, N. P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista mexicana de biodiversidad*, 82(4), 1249-1261.

Mueller, R. C., Paula, F. S., Mirza, B. S., Rodrigues, J. L., Nüsslein, K. y Bohannan, B. J. (2014). Links between plant and fungal communities across a deforestation chronosequence in the Amazon rainforest. *The ISME journal*, 8(7), 1548-1550.

Nie, M., Meng, H., Li, K., Wan, J. R., Quan, Z. X., Fang, C. M., Chen, J. K. y Li, B. (2012). Comparison of bacterial and fungal communities between natural and planted pine forests in subtropical China. *Current microbiology*, 64(1), 34-42.

Okoth, S. A., Roimen, H., Mutsotso, B., Muya, E., Kahindi, J. Owino, J. O. y Okoth, P. (2007). Land use systems and distribution of *Trichoderma* species in Embu region, Kenya. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 7(2), 105-122.

Park, J. H., Cox-Ganser, J., Rao, C. y Kreiss, K. (2006). Fungal and endotoxin measurements in dust associated with respiratory symptoms in a water-damaged office building. *Indoor Air*, 16(3), 192–203.

Persiani, A. M. y Maggi, O. (1988). Fungal communities in the rhizosphere of *Coffea arabica* L. in México. *Micologia Italiana*, 17(2), 21-37.

Persiani, A. M., Maggi, O., Casado, M. A. y Pineda, F. D. (1998). Diversity and variability in soil fungi from a disturbed tropical rain forest. *Mycologia*, 206-214.

Pitt, J. I. (1979). The genus *Penicillium* and its teleomorphic states *Eupenicillium* and *Talaromyces*. Academic Press, Ltd., London, United Kingdom.

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

Samson, R. A., Visagie, C. M., Houbraken, J., Hong, S. B., Hubka, V., Klaassen, C. H., Perrone, G., Seifert, K., Susca, A., Tanney, J. B., Varga, J., Kocsube, S., Szigeti, G., Yaguchi, T. y Frisvad, J. C. (2014). Phylogeny, identification and nomenclature of the genus *Aspergillus*. *Studies in mycology*, 78, 141-173.

Samuels, G. J., Dodd, S. L., Gams, W., Castlebury, L. A. y Petrini, O. (2002). *Trichoderma* species associated with the green mold epidemic of commercially grown *Agaricus bisporus*. *Mycologia*, 94(1), 146-170.

Samuels, G. J. y Ismaiel, A. (2009). *Trichoderma evansii* and *T. lieckfeldtia*: two new *T. hamatum*-like species. *Mycologia*, 101(1), 142-156.

Singh, P. (1976). Some fungi in the forest soils of Newfoundland. *Mycologia*, 881-890.

States, J. S. y Christensen, M. (2001). Fungi associated with biological soil crusts in desert grasslands of Utah and Wyoming. *Mycologia*, 93(3), 432-439.

StatSoft Inc. (2007). Statistica para Windows v. 8.0. Data analysis software system. Tulsa. [cd-Rom].

Steiman, R., Guiraud, P., Sage, L. y Seigle-Murandi, F. (1997). Soil mycoflora from the Dead Sea oases of Ein Gedi and Einot Zuqim (israel). *Antonie van Leeuwenhoek*, 72(3), 261-270.

Sutton, B. C. (1977). *Coelomycetes* VI. Nomenclature of generic names proposed for *Coelomycetes*. *Mycol.* (Pp. 141: 1-253) (1980). *The Coelomycetes*. Fungi imperfecti with pycnidia, acervuli and stromata. - CMI, Kew, Surrey, England.

Taylor, L. D. y Sinsabaugh, R. L. (2015). *The Soil Fungi: Occurrence, Phylogeny, and Ecology. Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-415955-6.00004-9>

Tokumasu, S. y Aoiki, T. (2002). A new approach to studying microfungal succession on decaying pine needles in an oceanic subtropical region in Japan. *Fungal Divers*, 10, 167-183.

Watanabe, T. (2002). *Pictorial atlas of soil and seed fungi. Morphologies of Cultured Fungi and Key to Species*. 2nd Edn. CRC Press, Hoboken,

Wacha, A. G. y Tiffany, L. H. (1979). Soil fungi isolated from fields under different tillage and weed-control regimes. *Mycologia*, 1215-1226.

Widden, P. y Parkinson, D. (1978). The effects of temperature on growth of four high Arctic soil fungi in a three-phase system. *Canadian journal of microbiology*, 24(4), 415-421.

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.

Artículo científico en edición, aceptado en la Revista Acta Botánica Mexicana- Factor de impacto 0.625

**Diversidad del género *Trichoderma* (Hypocraceae) en un Área Natural Protegida en Tabasco, México**

**Diversity of the genus *Trichoderma* (Hypocraceae) in a Natural Protected Area in Tabasco, Mexico**

Litzajaya Sánchez Hernández<sup>1</sup> <http://orcid.org/0000-0002-5041-2017>

**Rosa María Arias Mota<sup>2,3</sup>** <http://orcid.org/0000-0002-4703-5572>

José Edmundo Rosique Gil<sup>1</sup> <http://orcid.org/0000-0002-1028-6650>

Coral Jazvel Pacheco Figueroa<sup>1</sup> <http://orcid.org/0000-0001-5281-9251>

<sup>1</sup>Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, División Académica de Ciencias Biológicas, km. 0.5 Carretera Villahermosa-Cárdenas, 86039 Tabasco, México.

<sup>2</sup>Instituto de Ecología, A.C., Carretera Antigua a Coatepec No. 351, El Haya, Xalapa, Veracruz 91070.

<sup>3</sup>Autor para la correspondencia: [rosy.arias@inecol.mx](mailto:rosy.arias@inecol.mx)

**Resumen:**

**Antecedentes y Objetivos:** El estado de Tabasco ha perdido más de 95% de la cobertura vegetal original, tendencia que continúa en la actualidad. El Parque Estatal Agua Blanca (PEAB), declarado Área Natural Protegida (ANP), se encuentra seriamente afectado por actividades antropogénicas como la actividad agrícola y ganadería extensiva. El objetivo del estudio fue evaluar la diversidad y la dominancia de especies del género *Trichoderma* dentro del PEAB en sitios con diferente grado

de perturbación. El género *Trichoderma* es un hongo de la división Ascomycota y familia Hypocraaceae.

**Métodos:** Las colonias de *Trichoderma* fueron extraídas de tres parcelas (conservada, semiconservada y perturbada) mediante la técnica de lavado de partículas de suelo. Para la ubicación taxonómica de las especies aisladas, se realizaron microcultivos y preparaciones semipermanentes. Las preparaciones se revisaron bajo el microscopio compuesto y la identificación se realizó con la ayuda de claves taxonómicas.

**Resultados clave:** Se aislaron 209 colonias, ubicadas dentro de 13 integrantes del género *Trichoderma*; cuatro de ellas representan el primer registro para Tabasco. El índice de diversidad fue significativamente mayor en la parcela perturbada. Los valores altos de la abundancia y de diversidad en el sitio con mayor grado de perturbación se relacionaron de manera significativa con el contenido de carbono. En los sitios semiconservado y perturbado la dominancia estuvo representada por más de dos especies y presentaron el mayor número de especies raras. Las dominantes durante el muestreo fueron *Trichoderma piluliferum*, *T. koningi* y *T. virens* y *T. aureviride*, *T. atroviride* y *T. asperellum*.

**Conclusiones:** El PEAB alberga una alta diversidad del género *Trichoderma*. De acuerdo con los resultados obtenidos para esta zona, se puede inferir que la actividad agrícola no influye significativamente sobre la diversidad y el número de colonias de *Trichoderma*; sin embargo, dichas perturbaciones mostraron un efecto sobre la dominancia de las especies.

**Palabras clave:** hongos conidiales, perturbación, riqueza, selva alta perennifolia.

**Abstract:**

**Background and Aims:** The state of Tabasco has lost more than 95% of its original vegetation cover. Currently, this trend shows no sign of reversing The Agua Blanca State Park (ABSP) is gravely affected by anthropogenic activities, such as agriculture and extensive livestock farming. The objective of this study was to evaluate the diversity and dominance of species of the genus

*Trichoderma* within the ABSP in sites with different degrees of disturbance. The genus *Trichoderma* is a fungi of division Ascomycota and the family Hypocreae.

**Methods:** *Trichoderma* colonies were extracted from three sites (conserved, semiconserved and disturbed) using the soil particle-washing technique. For the taxonomic identification of the isolated species, microcultures and semipermanent slides were prepared. The slides were viewed under a compound microscope. Fungal identifications were made with the aid of specific taxonomic keys.

**Key results:** Two hundred and nine colonies belonging to 13 species of the *Trichoderma* genus were isolated; four of these species represent the first records for the state of Tabasco. The diversity index was significantly higher in the disturbed plot. The high values of abundance and diversity in the plot with the greatest degree of disturbance were significantly related with the soil carbon content. The semiconserved and disturbed plots were characterized by the dominance of more than two morphocolonies and presented the greatest number of rare species. The dominant species during the sampling were *Trichoderma piluliferum*, *T. koningi* and *T. virens* and *T. aureviride*, *T. atroviride* and *T. asperellum*.

**Conclusions:** The ABSP contains a high diversity of species of the genus *Trichoderma*. According to the results obtained for this area, agricultural activity did not significantly influence diversity or the number of *Trichoderma* colonies; however, these disturbances showed an effect on species dominance.

**Key words:** conidial fungi, perturbation, richness, evergreen forest.

## Introducción

Las especies del género *Trichoderma* Pers. representan un grupo de hongos filamentosos que pertenecen al Reino Fungi, División Ascomycota, Subdivisión Pezizomycotina, clase Sordariomycetes, orden Hypocreales y familia Hypocreae (Index fungorum). Este género incluye especies con distribución mundial; son eficaces competidores y colonizadores exitosos, debido a su alto potencial para sintetizar y liberar enzimas como celulasas, xilanasas y quitinasas,

las cuales, además, se han aprovechado en procesos industriales (Kubicek et al., 2008, Verma et al. 2007). Pueden producir metabolitos secundarios (Brian, 1944; Di Pietro et al. 1993; Dodd et al., 2003; Vinale et al., 2008; Mukherjee et al., 2012), así como hormonas de crecimiento (Kleifeld y Chet 1992; Chowdappa et al., 2013) y se les considera de gran importancia económica como agentes de control biológico (Hjeljord y Tronsmo, 2002; Harman et al., 2004; Schmoll et al., 2016). Se caracterizan por predominar en ambientes terrestres desde suelos agrícolas, pastizales, bosques y desiertos (Zhang et al. 2005). A pesar de la importancia de este género, aún desconocemos su diversidad en las selvas altas perennifolios. Igualmente se ignora la respuesta de este grupo de hongos a las perturbaciones que sufren este tipo de ecosistemas.

Las selvas tropicales se han modificado a umbrales a partir de los cuales la diversidad, distribución, abundancia y adecuación de distintos grupos biológicos pueden verse afectadas (Fahrig, 2003; Noss et al., 2006). El estado de Tabasco ha perdido más de 95% de sus selvas, esto debido a la implementación del plan Chontalpa (agrícola) y el plan Balancan-Tenosique (ganadero) en los años 60 del siglo 20, así como al auge de la industria petrolera (Tudela, 1990; Castillo y Zavala, 1996; Bray y Kepleis, 2005).

Derivado de esta situación se han decretado áreas naturales protegidas de jurisdicción estatal y federal, convirtiéndose estos en los únicos remanentes de ecosistemas naturales nativos. Un ejemplo de esto es el Parque Estatal Agua Blanca (PEAB) que fue declarado Área Natural Protegida en el 1987 (Vargas, 2002). Sin embargo, este parque se encuentra afectado por actividades antropogénicas, como la fragmentación por expansión de la frontera agrícola.

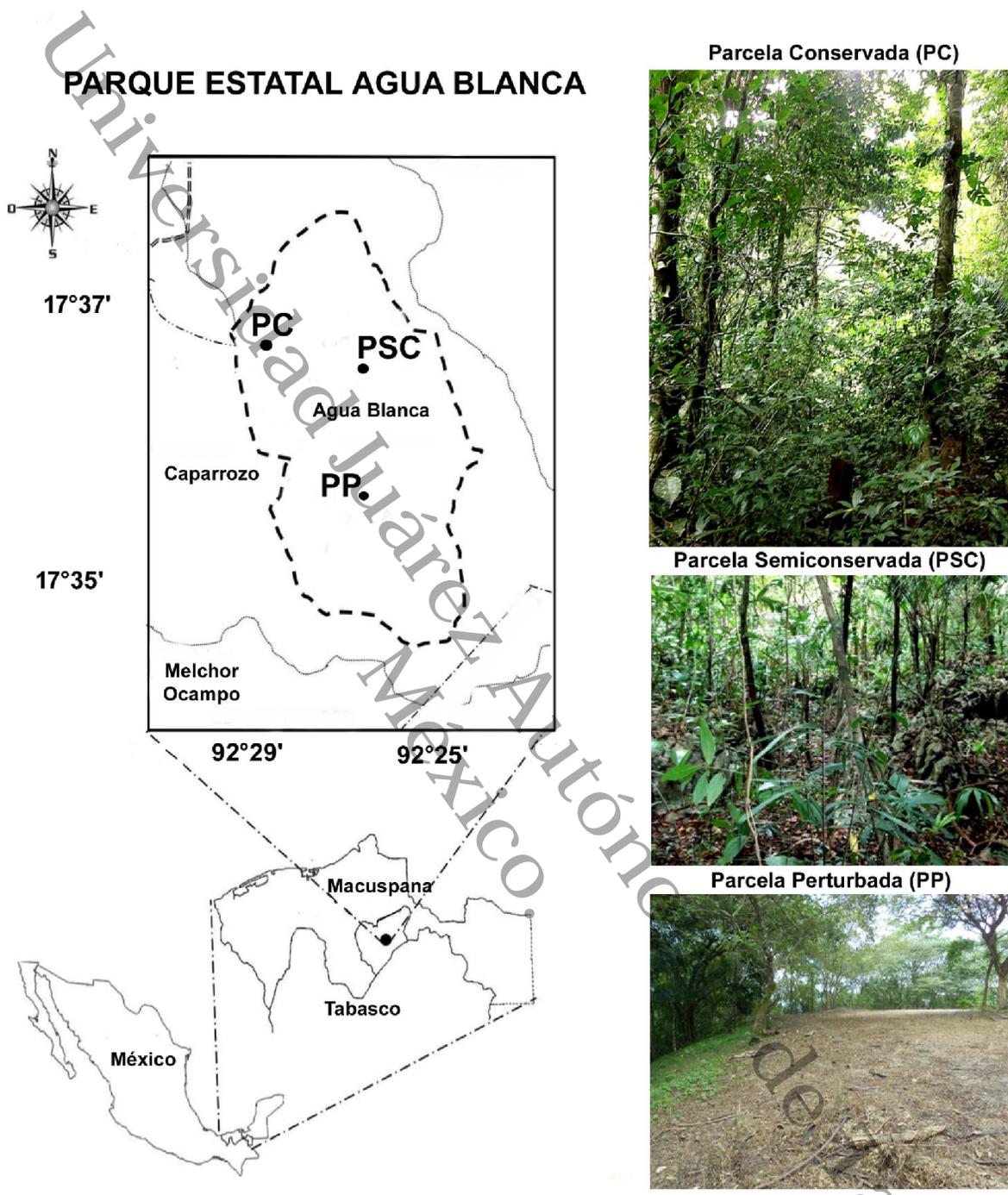
Existen algunos estudios que confirman que los disturbios en el suelo influyen sobre la distribución y composición de las comunidades fúngicas (Setälä y McLean, 2004; Fryar et al., 2005; Chaverri y Vilchez, 2006); sin embargo, los efectos de los disturbios sobre la comunidad de *Trichoderma* han sido poco estudiadas. Así, se planteó este estudio con la finalidad de evaluar la diversidad de *Trichoderma* dentro del PEAB en sitios con diferente grado de perturbación.

## **Materiales y Métodos**

### **Área de estudio**

El Parque Estatal Agua Blanca (PEAB) es un Área Natural Protegida (ANP) en el estado de Tabasco (Fig. 1). Se localiza en el ejido Las Palomas, municipio Macuspana, en la porción oeste y noroeste de la Región Sierra de Tabasco, entre los paralelos entre los paralelos 17°35' y 17°37'

de la latitud norte y entre los meridianos 92°25' y 92°29' de longitud oeste, entre 100 y 200 m s.n.m. (INEGI, 2005). El PEAB comprende 2025 ha de selva alta perennifolia, generalmente dominada por árboles de más de 30 m de altura con abundantes bejucos y plantas epifitas. Los árboles que dominan son canshan (*Terminalia amazonia* J. F. Gmel), ramón (*Brosimum alicastrum* Sw.), palo mulato (*Bursera simaruba* (L.) Sarg.), guapaque (*Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith), caoba (*Swietenia macrophylla* King), zapote mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H. E. Moore & Stearn), ceiba (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn.), botoncillo (*Rinorea guatemalensis* (S. Watson) Bartlett) entre otros. Esta área presenta remanentes de la vegetación natural en la región (Miranda y Hernández, 1963; INEGI, 2005). Los suelos son derivados de la desintegración de rocas calizas y se clasifican como rendzinas, son delgados y con presencia de un horizonte "A" de color oscuro, rico en nutrientes, el cual está localizado arriba de un horizonte "C" o roca madre (Castillo y Zavala, 1996). El clima es cálido húmedo con lluvias todo el año, Af (m)w"(i)g, la temperatura promedio anual fluctúa entre 23 y 26° C, mientras que la precipitación pluvial anual promedio oscila entre 2100 y 3200 mm (García, 1988; INEGI, 2005).



**Figura 1.** Localización del Parque Estatal Agua Blanca y de las parcelas estudiadas en Tabasco, México. Parcela conservada (PC), Parcela semiconservada (PSC) y Parcela perturbada (PP).

## **Muestreos**

Se realizaron siete muestreos entre octubre 2014 y junio 2015. El área de muestreo fue de 2050 ha, dividido en tres parcelas de 100 × 100 m, que se categorizaron como Conservada (C), Semiconservada (SC) y Perturbada (P), de acuerdo al método de Martorell y Peters (2005). Para esta clasificación, se utilizaron los criterios de presencia/ausencia de actividades humanas (cambio de uso del suelo por actividad agrícola y ganadera, incendios y cercanía de poblaciones y caminos), cobertura vegetal (densa o fragmentada) y la presencia de residuos sólidos. En cada parcela se trazaron tres transectos y se tomaron 10 g de suelo del horizonte "A". Las muestras de suelo fueron trasladadas al laboratorio bajo condiciones ambientales donde fueron mezclados para obtener una muestra compuesta de cada parcela. El suelo se secó a temperatura ambiente en bandejas previamente desinfectadas con alcohol al 96%, para evitar contaminación y se almacenó durante 2 semanas a 5 °C hasta su procesamiento para el aislamiento de los hongos. Los datos de las variables ambientales de los tres sitios de estudio fueron tomados de Sánchez (2015).

### **Parcela conservada (PC)**

En la parcela conservada no se registró actividad agrícola, el dosel es denso, 92.37% de cobertura vegetal. Esta área cuenta con abundantes palmas y árboles de más de 25 m de alto característicos de vegetación primaria de la selva. El contenido de materia orgánica es 12% y de carbono 7.1%. El pH registrado para el sitio es neutro (7). La temperatura del suelo es 23.4 °C y la humedad ambiental 81.24%. La acumulación de hojarasca en el suelo es de 3.4 cm de espesor.

### **Parcela semiconservada (PSC)**

Esta zona de muestreo se encuentra poco conservada, debido a la presencia de actividad agrícola abandonada. El dosel tiene 80% de cobertura vegetal. Hay presencia de vegetación secundaria. El contenido de materia orgánica es 9.66% y de carbono 7%. El pH registrado para el sitio es neutro (7). La temperatura del suelo es 23 °C y la humedad ambiental 80.5%. La cantidad de hojarasca acumulada en el suelo es de 3.6 cm de espesor.

### **Parcela perturbada (PP)**

Esta área se encuentra perturbada con presencia de actividad agrícola y cacería. El dosel es de 72.22% de cobertura vegetal. Hay presencia de vegetación secundaria. El contenido de materia orgánica es 12.61% y de carbono 7.5%. El pH registrado para el sitio es neutro (7). La temperatura

del suelo es 24 °C y la humedad ambiental 80%. La cantidad de hojarasca acumulada en el suelo es de 2.6 cm de espesor.

### **Aislamientos e identificación de *Trichoderma***

Las cepas fueron aisladas mediante la técnica de lavado de partículas de suelo de acuerdo a Bills y Polishook (1994). De cada una de las muestras se lavó 1 g de suelo a través de una serie de micro tamices con mallas (1 mm, 250 µm y 105 µm de abertura, sostenidas cada uno en una malla de 2 mm) conectados a una bomba de vacío. El lavado se efectuó con agua purificada hasta completar 2 l de agua. Las partículas contenidas en el tamiz inferior (malla de 105 µm) se transfirieron a placas Petri con medio de cultivo DBRC (rosa de bengala con dicloran y clorafenicol OXOID). Este medio reduce el crecimiento de las colonias fúngicas y facilita su cuantificación. Las placas de Petri con las partículas se incubaron en la oscuridad a 25°C durante 15 días. A partir del tercer día todas las colonias de *Trichoderma* emergentes de las partículas fueron transferidas a tubos con medio de cultivo papa dextrosa agar (PDA). Posteriormente las colonias se agruparon de acuerdo con sus características morfológicas como: color, tipo de micelio, forma de crecimiento, tipo de margen, exudados, tinción del medio, entre otras. Para cada especie se cuantificó su abundancia. Previa a la identificación, las colonias se sembraron en placas de Petri con papa dextrosa agar (PDA), extracto de malta agar (EMA) y harina de maíz agar (CMA), los cuales son útiles para su propagación, diferenciación y para promover su esporulación. Además, para cada una de las especies se realizaron preparaciones permanentes en alcohol polivinílico y semipermanentes en ácido láctico. En todos los casos, se elaboraron microcultivos para observar el tipo de conidiogénesis, el cual es un carácter importante para la identificación.

Las preparaciones se revisaron bajo un microscopio compuesto (Nikon Eclipse 80i con interfase Nomarski, Tokyo, Japan). La identificación taxonómica se realizó con la ayuda de claves taxonómicas y bibliografía especializada para el género *Trichoderma* (Domsch et al., 1980; Gams y Bissett, 1998; Chaverri et al., 2003; Park et al., 2006; Samuels et al., 2002; 2009; Samuels e Ismaiel, 2009; Bisset et al., 2015).

## Procesamiento de los datos

Para cada uno de los muestreos y las parcelas se evaluaron las siguientes variables utilizando el software PAST ver. 1.84 (Hammer et al., 2001).

- h) La riqueza de especies (S) es el número total de especies presentes en una parcela.
- i) La abundancia de colonias es el número total de colonias de *Trichoderma* aisladas a partir de 1 g de suelo seco.
- j) La frecuencia total de ocurrencia (Fr%) es el número de veces que aparece una especie dividido entre 21 (número total de los siete muestreos en las tres parcelas), multiplicado por 100.
- k) La diversidad se calculó mediante el índice de Shannon Wiener (H').
- l) La dominancia de especies se determinó mediante la prueba de asociación de Olmstead-Tukey. Esta prueba se realiza utilizando el logaritmo natural de las abundancias y sus frecuencias de aparición. Con estos datos se obtiene una gráfica de dispersión que se divide en cuadrantes, utilizando las medianas de ambos parámetros para trazar los ejes. La clasificación se estableció según el cuadrante en el que se ubicaron. Dominantes (abundancia y frecuencia de aparición alta), ocasionales (abundancia alta y frecuencia de aparición baja), constantes (abundancia baja y frecuencia de aparición alta) y raras (abundancia y frecuencia de aparición baja).

Para identificar diferencias en la abundancia (colonias), en la riqueza y en el índice de diversidad de *Trichoderma* entre las parcelas, se llevaron a cabo análisis de varianza de una vía. Mediante un análisis de regresión lineal simple, se exploró la relación entre las variables abundancia, riqueza y diversidad con las variables ambientales (cobertura vegetal, contenido de materia orgánica, carbono, pH, temperatura, humedad ambiental y cantidad de hojarasca acumulada en el suelo).

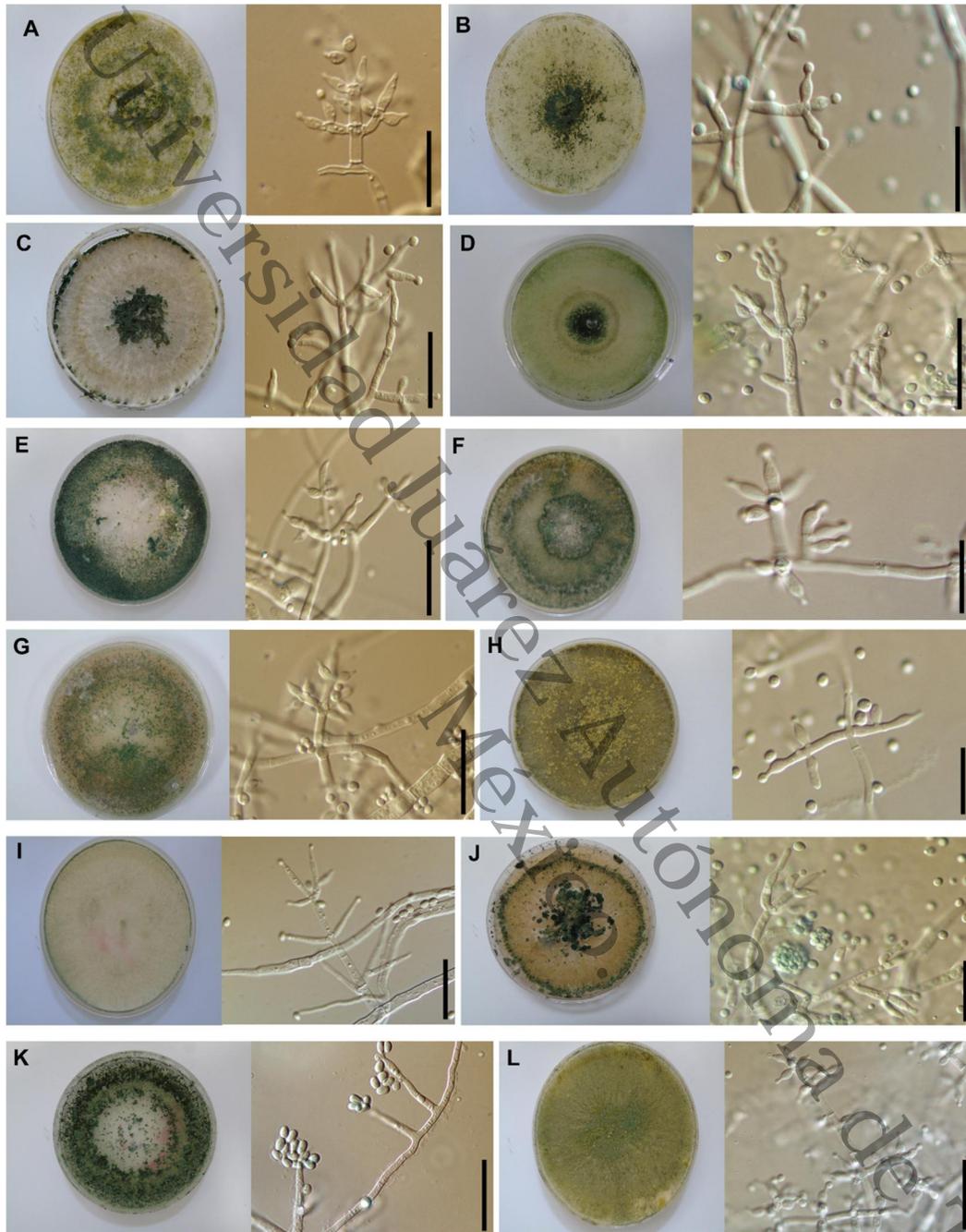
## Resultados

### Composición taxonómica

Se obtuvieron un total de 209 aislamientos a partir de 21 muestras de suelo, de las cuales se identificaron 13 especies diferentes (Fig. 2). *Trichoderma piluliferum* J. Webster y Rifai presentó una mayor frecuencia de ocurrencia (76.19%), seguida de *T. asperellum* Samuels, Lieckf. & Nirenberg y *T. atroviride* Bissett (71.43%). *Trichoderma citrinoviride* Bissett tuvo una baja frecuencia de ocurrencia (28.57) al estar presente únicamente en seis de 21 muestras (7 muestreos × 3 parcelas=21) (Cuadro 1).

**Cuadro 1:** Abundancia de colonias (A) y la frecuencia de ocurrencia (Fr%) de las especies de *Trichoderma* Pers. aisladas durante los siete muestreos en las parcelas seleccionadas en el PEAB.

Especies/muestras	CONSERVADA							SEMICONSERVADA							PERTURBADA							Abundancia	Fr(%)
	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7	total	total
<i>Trichoderma asperellum</i> Samuels, Lieckf. & Nirenberg.	1	0	1	1	1	0	2	0	1	0	0	0	2	2	3	1	1	1	3	2	3	25	71,43
<i>Trichoderma atroviride</i> Bissett.	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	2	0	1	1	2	3	2	2	21	71,43
<i>Trichoderma aureoviride</i> Rifai.	3	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	3	0	0	2	0	1	0	3	2	3	22	57,14
<i>Trichoderma citrinoviride</i> Bissett.	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	2	7	28,57
<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai.	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	1	1	10	38,10
<i>Trichoderma koningi</i> Oudem.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	1	3	1	1	1	0	12	42,86
<i>Trichoderma koningiopsis</i> Samuels, C. Suárez & H.C. Evans.	0	0	1	1	1	0	1	2	0	0	1	1	0	3	0	2	2	0	2	0	2	19	57,14
<i>Trichoderma longibrachiatum</i> Rifai.	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	2	1	0	1	13	57,14
<i>Trichoderma parceramosus</i> Bissett.	1	2	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	2	1	1	2	1	1	1	17	57,14
<i>Trichoderma piluliferum</i> J. Webster & Rifai.	2	1	1	0	1	2	1	0	1	1	0	0	1	2	1	1	0	1	1	3	2	22	76,19
<i>Trichoderma vinosum</i> Samuels.	1	1	0	1	0	1	0	0	1	2	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	2	12	42,86
<i>Trichoderma virens</i> J.H. Mill., Giddens & A.A. Foster, Arx.	1	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	11	42,86
<i>Trichoderma viride</i> Schumach.	1	1	0	0	0	1	1	0	2	2	1	0	1	0	0	2	2	1	1	1	1	18	61,90



**Figura 2.** Especies de *Trichoderma* Pers registradas. Colonias en EMA a los 7 días de crecimiento. Conidióforos, células conidiógenas y conidios en EMA. A) *Trichoderma asperellum* Samuels. Lieckf. & Nirenberg. B) *T. atroviride* Bissett. C) *T. aureoviride* Rifai. D) *T. citrinoviride* Bissett. E) *T. harzianum* Rifai. F) *T. koningii* Oudem. G) *T. koningiopsis* Samuels, C. Suárez & H.C. Evans. H) *T. longibrachiatum* Rifai. I) *T. parceramosus* Bissett. J) *T. piluliferum* J. Webster & Rifai. K) *T. vinosum* Samuels. L) *T. virens* J.H. Mill., Giddens & A.A. Foster, Arx. Escalas A-L= 20  $\mu\text{m}$ .

## Riqueza, abundancia y diversidad

La parcela perturbada tuvo valores mayores en el número de especies (13), en la abundancia de colonias (101) y en el índice de diversidad (2.48), mientras que la parcela conservada tuvo los valores menores de riqueza (12) e índice de diversidad (2.43) (Cuadro 2).

En los análisis estadísticos, se encontraron diferencias significativas en los valores de abundancia e índice de diversidad de Shannon entre los sitios de estudio ( $P > 0.05$ ).

Sin embargo, en la riqueza específica no se detectaron diferencias significativas entre las parcelas ( $P < 0.05$ ).

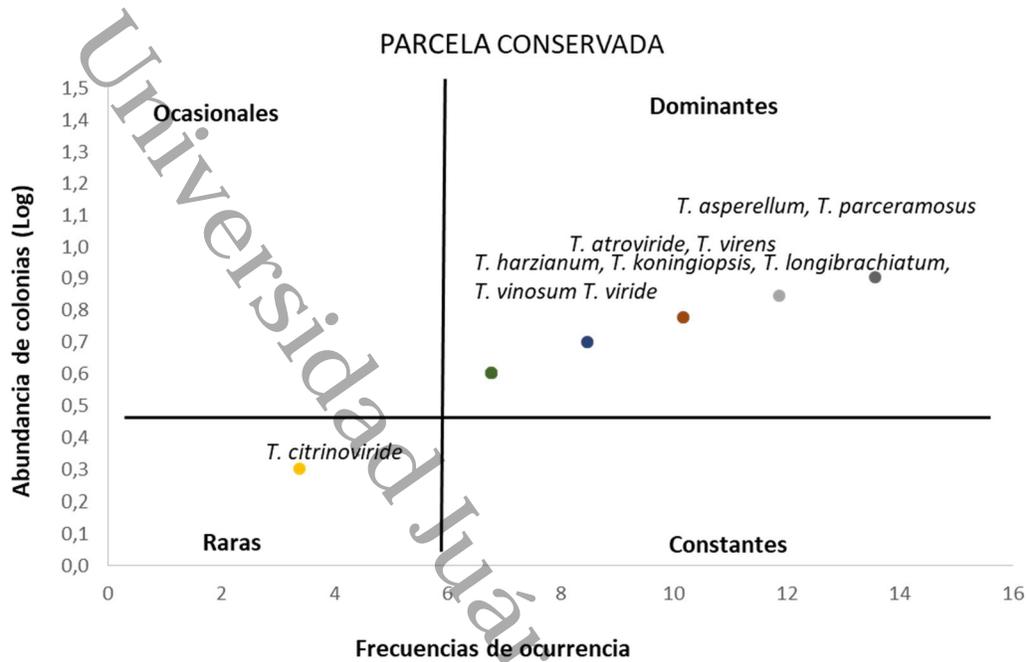
**Cuadro 2:** Riqueza, abundancia total y diversidad de especies (Índice de Shannon  $H'$ ) de *Trichoderma* Pers. aisladas en las parcelas seleccionadas del PEAB. Datos totales obtenidos a partir de siete muestreos. Letras idénticas en las columnas indican que no existen diferencias significativas entre las parcelas.

	Riqueza	Abundancia	Diversidad ( $H'$ )
Conservada	12 a	59 a	2.43 a
Semiconservada	13 a	49 a	2.43 a
Perturbada	13 a	101 b	2.48 b

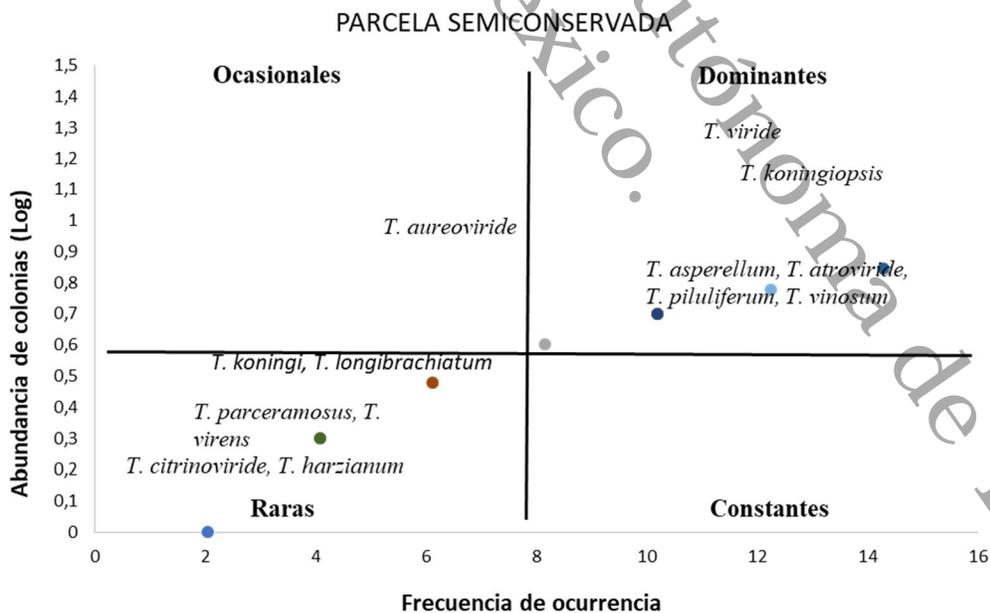
## Dominancia de especies

El mayor número de especies dominantes se detectó en la parcela conservada (11), seguida de la perturbada (8) y finalmente la semiconservada (6).

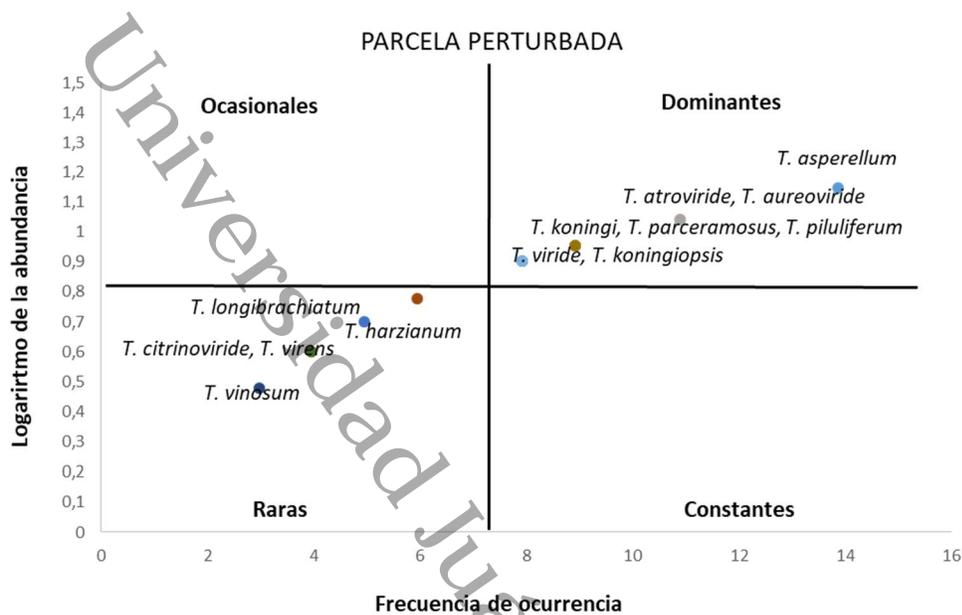
De acuerdo a la prueba no paramétrica Olmstead-Tukey; *Trichoderma asperellum*, *T. atroviride*, *T. koningiopsis* Samuels, C. Suárez & H.C. Evans, *T. piluliferum* y *T. viride* Schumacher fueron dominantes en los tres sitios de muestreo. *Trichoderma citrinoviride* apareció como rara en las tres áreas. En la conservada se presentó el menor número de especies raras (1) mientras que en la perturbada cinco y en la semiconservada seis. *Trichoderma aureoviride* Rifai se reveló como ocasional exclusivamente en la semiconservada. No se detectaron especies constantes en ninguna de las zonas exploradas (Figs. 3, 4 y 5).



**Figura 3.** Diagrama de Olmstead-Tukey donde se representa las categorías de raras, ocasionales, dominantes y constantes para las especies de *Trichoderma* en la parcela Conservada.



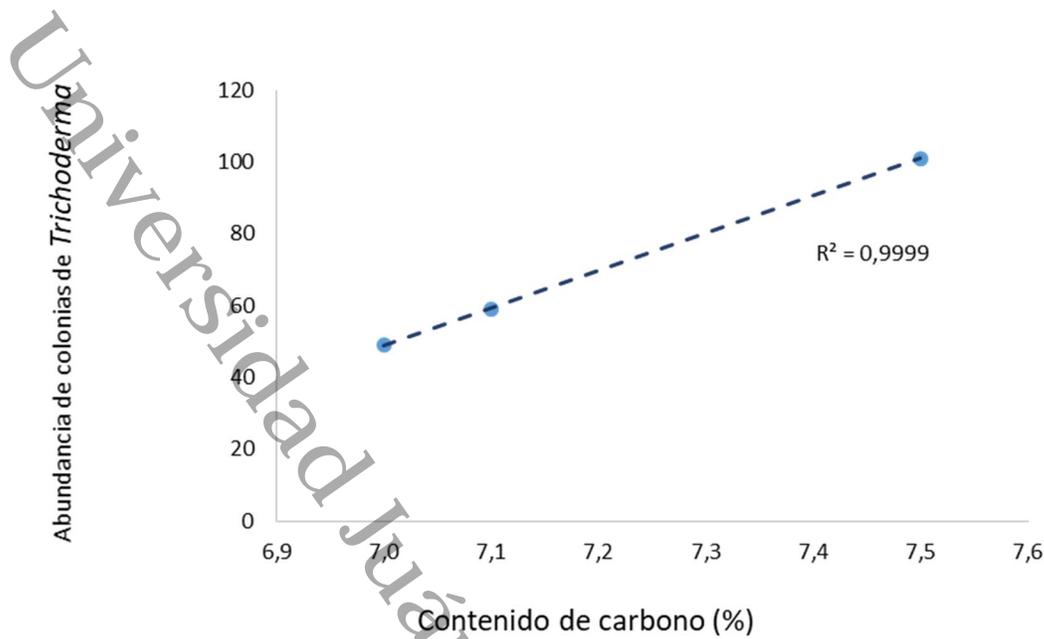
**Figura 4.** Diagrama de Olmstead-Tukey donde se representa las categorías de raras, ocasionales, dominantes y constantes para las especies de *Trichoderma* en la parcela Semiconservada.



**Figura 5.** Diagrama de Olmstead-Tukey donde se representa las categorías de raras, ocasionales, dominantes y constantes para las especies de *Trichoderma* en la parcela Perturbada.

### Relación entre la abundancia, riqueza y diversidad con las variables ambientales

Según los resultados estadísticos, no se detectaron relaciones significativas entre las variables ambientales (cobertura vegetal, contenido de materia orgánica, carbono, pH, temperatura, humedad ambiental y cantidad de hojarasca acumulada en el suelo) con la abundancia, riqueza y la diversidad de *Trichoderma*. Solamente se detectó una relación significativa ( $p=0.0005$ ) entre la abundancia de colonias vs. el contenido de carbono (Fig. 6).



**Figura 6.** Relación entre la abundancia de colonias de *Trichoderma* y el contenido de carbono de las parcelas estudiadas. Parcela conservada (PC), Parcela semiconservada (PSC) y Parcela perturbada (PP).

## Discusión

En los estudios cuantitativos sobre hongos saprobios microscópicos del suelo, el número y tipo de micromicetes detectados depende en gran medida de la técnica empleada (Gams, 1992). En el método de diluciones seriadas, la mayoría de las colonias recuperadas se desarrollan a partir de esporas, las cuales pueden venir de cepas con alto potencial para esporular o bien de esporas que llegan por algún factor físico (aire o lluvia), y que no corresponden a la microbiota activa del suelo. Además, esta técnica favorece el desarrollo de colonias de rápido crecimiento que inhiben el desarrollo de otras (Davet y Rouxel, 2000).

Por su parte, la técnica de lavado de partículas, utilizada en este estudio, excluye las esporas de las especies de rápido crecimiento y permite el desarrollo de los hongos que requieren un mayor tiempo para germinar. Así mismo, favorece el desarrollo de los micromicetes que se encuentran como hifas asociados a las partículas del suelo, y, por lo tanto, se considera que están en forma activa (Bills et al., 2004). De esta manera se puede considerar que las especies detectadas en este trabajo son componentes activos de la microbiota edáfica en esta Área Natural Protegida.

A pesar de que la caracterización morfológica ha sido el método más utilizado para la identificación de las especies de *Trichoderma* (Druzhinina et al., 2005), se recomienda complementarla con herramientas moleculares debido a la homoplasia de los caracteres morfológicos y fenéticos que tiene este género (Druzhinina et al., 2006). El uso de herramientas moleculares en la taxonomía presenta una gran ventaja sobre las caracterizaciones morfológicas ya que la estructura del ADN permanece estable con las etapas fisiológicas, y no depende de las condiciones de cultivo (Druzhinina et al., 2006).

De las 13 especies que se reportan en este trabajo, *Trichoderma asperellum*, *T. aureoviride*, *T. citrinoviride*, *T. harzianum*, *T. koningiopsis*, *T. longibrachiatum*, *T. paracerasomus* y *T. virens* ya se habían registrado en agroecosistemas de cacao en el estado de Tabasco (Torres de la Cruz et al., 2015). *Trichoderma aureoviride*, *T. citrinoviride*, *T. harzianum*, *T. longibrachiatum*, *T. paracerasomus* y *T. virens* fueron reportadas anteriormente en plantaciones de plátano (Olmo-Ruiz et al., 2010). De acuerdo con lo anterior, *T. atroviride*, *T. koningii*, *T. piluliferum* y *T. vinosum* se registran por primera vez para Tabasco.

Los estudios de *Trichoderma* en el trópico son reducidos debido a que la mayoría de los estudios de comunidades fúngicas del suelo se han realizado en zonas templadas (Christensen, 1962; Bissett y Parkinson, 1980; Jaklitsch, 2011; Jaklitsch y Voglmayr, 2015) y en suelos agrícolas (Hagn et al., 2003; Sariah et al., 2005; Okoth et al., 2007; Jiang et al., 2016).

Dado que la agricultura es un segmento vital de la economía, la mayoría de las investigaciones sobre especies de *Trichoderma* se han enfocado en sus actividades de control biológico contra fitopatógenos (Hoyos-Carvajal y Bissett, 2011) y para mejorar y estimular el crecimiento de los cultivos (Bae et al., 2009, Hoyos-Carvajal et al. 2009, Resende et al., 2004).

Trabajos que aborden la diversidad de *Trichoderma* en México son limitados. En los Altos Sur de Jalisco, Sánchez y Rebolledo (2010), en un agroecosistema de *Agave tequilana* Weber, obtuvieron cuatro especies de *Trichoderma* a partir de 66 aislados con un índice de diversidad de 0.71. Torres de la Cruz et al. (2015), en un agroecosistema de cacao, obtuvieron nueve cepas de *Trichoderma* a partir de 96 aislamientos con un índice de diversidad de 1.75. En un área de selva en Quintana Roo, Hoyos Carvajal et al. (2009) registraron cuatro especies de *Trichoderma*. Arias y Heredia (2014), en seis fincas cafetaleras y un área bosque mesófilo de montaña en Veracruz, reconocieron 13 cepas diferentes de *Trichoderma*. Los resultados aquí expuestos (diversidad=2.48)

revelan la gran diversidad que alberga el PEAB, y la importancia de realizar estos estudios, para preservar hábitats como las selvas tropicales como un reservorio de biodiversidad de *Trichoderma*.

La distribución de estos hongos en la región estudiada es amplia, se observó que 61% de las especies estuvieron presentes en la mayoría de los muestreos y sitios. Esto puede ser el resultado de la gran cantidad de restos vegetales que recubre el suelo de las parcelas (materia orgánica: PC=12%, PSC=9.6% y PP=12.61%) y por la presencia de herbáceas y pastos que funcionan como depósitos de celulosa. La amplia distribución en las parcelas de *T. piluliferum* (Fr=76.19%) es de gran importancia, ya que se reconoce que este hongo tiene una alta tolerancia a agroquímicos con pentaclorofenol (Argumedo-De Lira et al., 2009). Además, se conoce su actividad nematicida contra *Meloidogyne incognita* Thienhirum, de manera que resulta trascendental realizar estudios *in vitro* sobre el potencial de este microorganismo nativo para el control biológico de enfermedades de la región.

Los valores altos de la abundancia y de diversidad en el sitio con mayor grado de perturbación se relacionaron con el alto contenido de carbono (corroborado mediante la regresión lineal  $r^2=99.9$ ). Si bien las especies de *Trichoderma* se encuentran ampliamente distribuidas de manera natural en diferentes tipos de vegetación, ocurren principalmente en aquellos que contienen altas cantidades de desechos vegetales en descomposición (Esposito y Silva, 1998). Es importante señalar que en la parcela perturbada, proliferan una gran cantidad de gramíneas en el estrato herbáceo, siendo estas una fuente de carbono, Muchas plantas invasoras provocan un aumento de la productividad primaria en los sitios con disturbios, por lo que existe una mayor entrada de biomasa en el suelo (Allison y Vitousek, 2004).

Los disturbios antropogénicos (actividad agrícola y ganadera) de esta zona no mostraron un efecto sobre la abundancia y la diversidad en la comunidad de micromicetos del género *Trichoderma*. Esto puede atribuirse a la alta capacidad de estos micromicetos para recuperarse después de los disturbios (Persiani et al., 1998). Es probable que la formación de estructuras de resistencia, la producción de abundantes propágulos (fragmentos de micelio y esporas) y los ciclos de vida corta les permiten a las especies de *Trichoderma* una respuesta dinámica y eficiente para dispersarse y recolonizar ambientes después de eventos de perturbación.

Mediante las curvas de abundancia-dominancia, se pudo apreciar una mayor equidad en la parcela conservada que en las parcelas semiconservada y perturbada, donde es evidente la dominancia de una o dos cepas y un mayor número de especies raras. En el sitio conservado, *T.*

*piluliferum* fue dominante, en el semiconservado lo fueron *T. koningi* y *T. virens*, y en el perturbado *T. aureviride*, *T. atroviride* y *T. asperellum*. En general los resultados obtenidos muestran un recambio de los hongos *Trichoderma* dominantes. Esta variación pudiera ser debido a la heterogeneidad de los espacios que forman micro-nichos, lo que permite una colonización heterogénea de los micromicetos de este género. Así mismo las interacciones (amensalismo, parasitismo, competencia y depredación) que ocurren en el suelo entre la mesofauna (artrópodos, las lombrices, y los nematodos) y macrofauna (termitas, ácaros, hormigas) son factores que seguramente están regulando a la comunidad de las especies de *Trichoderma*.

A pesar de que *T. harzianum* se considera una especie cosmopolita (Błaszczuk et al., 2011; Druzhinina et al., 2011), se puede inferir que tiene una alta sensibilidad a la perturbación, ya que su dominancia se restringió a la zona conservada y se presentó en la categoría de rara en la semiconservada y perturbada. Hagn et al. (2003) mencionan que *T. harzianum* es sensible a cambios en la composición vegetal. Suarez y Momo (1995), por su parte, observaron que la presencia de herbicidas o compuestos químicos tiene un efecto negativo en el crecimiento de *T. harzianum*. La importancia de la detección de un mayor número de especies raras o sensibles a la perturbación radica en que pueden ser empleadas como indicadoras de salud ambiental y ser utilizadas en estudios rápidos de diversidad para conocer el estado de un ecosistema (Jonsell y Nordlander, 2002).

El PEAB alberga una alta diversidad de especies del género *Trichoderma*. A través de este estudio, se puede inferir que la actividad agrícola en esta área no influye significativamente sobre la diversidad y el número de colonias de *Trichoderma*. Sin embargo, los disturbios de la zona tienen un efecto sobre su dominancia.

Dada la gran importancia económica que posee este género por sus múltiples aplicaciones biotecnológicas, resulta de interés estudiar su diversidad en México. Por lo tanto, es necesario obtener y preservar cepas que posean características deseables, es imperante realizar estudios más puntuales de cepas de *Trichoderma* nativas para comprobar su potencialidad biotecnológica.

## **Contribución de autores**

LSH y ERG idearon y diseñaron el estudio, aislaron las cepas de *Trichoderma*. LSH y RMA identificaron las especies de *Trichoderma*, realizaron los análisis estadísticos, interpretaron los resultados y escribieron el manuscrito. CJPF participó en la selección y categorización de los sitios de estudio. Todos los autores contribuyeron a la revisión y aprobación del manuscrito final.

## **Financiamiento**

Este estudio fue apoyado por el proyecto PFI “Evaluación de la diversidad fúngica en vegetación con diferentes grados de perturbación en el Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco” con clave UJAT-2012-IB-14; CONACyT (706472) a través de la beca otorgada en programa de Maestría en Ciencias Ambientales de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Así mismo por la beca mixta CONACyT otorgada para realizar una estancia de investigación en el Instituto de Ecología, A.C. Xalapa (LSH).

## **Agradecimientos**

Al Laboratorio de Micromicetos Saprobios del INECOL, por las facilidades brindadas para la realización de este estudio. Gracias a Allison Marie Jermain por la traducción del resumen al inglés.

## **Literatura citada**

Allison, S. D. y P. M. Vitousek. 2004. Rapid nutrient cycling in leaf litter from invasive plants in Hawaii. *Oecologia* 141(4): 612-619.

Arias, R. M. y G. Heredia. 2014. Fungal diversity in coffee plantation systems and in a tropical montane cloud forest in Veracruz, Mexico. *Agroforestry System* 88: 921-933. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10457-014-9736-z>

Argumedo-De Lira, R., A. Alarcón, R. Ferrera-Cerrato y J. L. Peña-Cabriales. 2009. El género fúngico *Trichoderma* y su relación con contaminantes orgánico e inorgánico. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental* 25(4): 257-269.

Bae, H., R. C. Sicher, M. S. Kim, S. H. Kim, M. D. Strem, R. L. Melnick y B. A. Bailey. 2009. The beneficial endophyte *Trichoderma hamatum* isolate DIS 219b promotes growth and delays the onset of the drought response in *Theobroma cacao*. Journal of Experimental Botany 60(11): 3279-3295. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erp165>

Bills, G. F. y J. D. Polishook. 1994. Abundance and diversity of microfungi in leaf litter of a lowland rain forest in Costa Rica. Mycologia 86(2): 187-198. DOI: <https://dx.doi.org/10.2307/3760635>

Bills, G. F., M. Christensen, M. Powell y G. Thorn G. 2004. Saprobic soil fungi.-In: Muller, G., G. Bills, M. S. Foster (eds.). Biodiversity of fungi: Inventory and monitoring methods. Elsevier academic press. Amsterdam. Netherlands. Pp. 271-301. DOI: <https://dx.doi.org/10.1016/B978-012509551-8/50016-7>

Bissett, J. y D. Parkinson. 1980. Long-term effects of fire on the composition and activity of the soil microflora of a subalpine, coniferous forest. Canadian Journal of Botany 58(15): 1704-1721. DOI: <https://doi.org/10.1139/b80-199>

Bissett, J., W. Gams, W. Jaklitsch y G. J. Samuels. 2015. Accepted *Trichoderma* names in the year 2015. IMA fungus 6(2): 263-295.

Błaszczuk, L., D. Popiel, J. Chełkowski, G. Koczyk, G. J. Samuels, K. Sobieralski y M. Siwulski. 2011. Species diversity of *Trichoderma* in Poland. Journal of Applied Genetics 52(2): 233-243. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13353-011-0039-z>

Brian, P. W. 1944. Production of gliotoxin by *Trichoderma viride*. Nature 154: 667-668.

Bray, D. B. y P. Klepeis. 2005. Deforestation, forest transitions, and institutions for sustainability in Southeastern Mexico, 1900-2000. Environment and History 11(2):195-223. DOI: <https://doi.org/10.3197/096734005774434584>

Castillo, A. O. y C. J. Zavala. 1996. Fisiografía, recursos vegetales y alternativos de manejo en el Parque Estatal Agua Blanca, Tabasco. *Universidad y Ciencia* 12(23): 63-70.

Chaverri, P., L. A. Castlebury, B. E. Overton y G. J. Samuels. 2003. *Hypocrea/Trichoderma*: species with conidiophores elongations and green conidia. *Mycologia* 95(6): 1100-1140.

DOI: <https://dx.doi.org/10.2307/3761915>

Chaverri, P. y B. Vilchez. 2006. *Hypocrealean* (Hypocreales, Ascomycota) Fungal Diversity in Different Stages of Tropical Forest Succession in Costa Rica 1. *Biotropica* 38(4): 531-543.

DOI: <https://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00176.x>

Christensen, K. 1962. Isohedonic contours in the sucrose-sodium chloride area of gustatory stimulation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 55(3): 337-341.

Chowdappa, P., S. M. Kumar, M. J. Lakshmi y K. K. Upreti. 2013. Growth stimulation and induction of systemic resistance in tomato against early and late blight by *Bacillus subtilis* OTPB1 or *Trichoderma harzianum* OTPB3. *Biological Control* 65(1):109-117.

DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.11.009>

Davet, P. y F. Rouxel. 2000. Detection and isolation of soil fungi. Science Publishers Inc. Enfield, USA. 188 pp.

Di Pietro, A., M. Lorito, C. K. Hayes, R. M. Broadway, y G. E. Harman. 1993. Endochitinase from *Gliocladium virens*: isolation, characterization, and synergistic antifungal activity in combination with gliotoxin. *Phytopathology*, 83(3), 308-313.

Dodd S.L., E. Lieckfeldt y G.J. Samuels. 2003. *Hypocrea atroviridis* sp. nov., el teleomorfa de *Trichoderma atroviride*. *Mycologia*; 95 (1): 27-40. DOI: 10.2307 / 3761959.

Domsch, K. H., W. Gams y T. H. Anderson. 1980. Compendium of soil fungi. Volume 1. Academic Press (London) Ltd.

Druzhinina, I. S., A. G. Kopchinskiy, M. Komoń, J. Bissett, G. Szakacs y C. P. Kubicek. 2005. An oligonucleotide barcode for species identification in *Trichoderma* and *Hypocrea*. *Fungal Genetics and Biology* 42(10): 813-828. DOI: <https://dx.doi.org/10.1016/j.fgb.2005.06.007>

Druzhinina, I. S., A. G. Kopchinskiy y C. P. Kubicek. 2006. The first 100 *Trichoderma* species characterized by molecular data. *Mycoscience* 47(2): 55-64.  
DOI: <https://doi.org/10.1007/s10267-006-0279-7>

Druzhinina, I. S., V. Seidl-Seiboth, A. Herrera-Estrella, B. A. Horwitz, C. M. Kenerley, E. Montey C., P. Kubicek. 2011. *Trichoderma*: the genomics of opportunistic success. *Nature Reviews Microbiology* 9(10): 749-759. DOI: <https://dx.doi.org/10.1038/nrmicro2637>

Esposito, E. y M. D. Silva. 1998. Systematics and environmental application of the genus *Trichoderma*. *Critical Reviews in Microbiology* 24(2): 89-98. DOI: <https://dx.doi.org/10.1080/10408419891294190>

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34(1): 487-515.  
DOI: <https://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>

Fryar, S. C., W. Booth, J. Davies, I. J. Hodgkiss y K. D. Hyde. 2005. Evidence of in situ competition between fungi in freshwater. *Fungal Diversity* 18: 59-71.

Gams, W. 1992. The analysis of communities of saprophytic microfungi with special reference to soil fungi. En: *Fungi in vegetation science*. (Ed: W. Winterhoff). Kluwer Academic Publishers. Netherlands. 183-223.

Gams, W. y J. Bissett. 1998. Morphology and identification of *Trichoderma*. *Trichoderma and Gliocladium*. In: Kubicek, C. P. y G. E. Harman (eds.). *Trichoderma & Gliocladium*. Vol. 1. Basic Biology, Taxonomic and Genetics. Copyright Taylor & Francis. London. U. K. Pp. 3-34.

García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto Nacional de Geografía No. 6. D. F. México. 90 pp.

Hagn, A., K. Pritsch, M. Schlöter y J. C. Munch. 2003. Fungal diversity in agricultural soil under different farming management systems, with special reference to biocontrol strains of *Trichoderma* spp. *Biology and Fertility of Soils* 38(4): 236-244. DOI: <https://dx.doi.org/10.1007/s00374-003-0651-0>

Harman, G. E., C. R. Howell, A. Viterbo, I. Chet y M. Lorito. 2004. *Trichoderma* species - opportunistic, avirulent plant symbionts. *Nature Reviews Microbiology* 2(1): 43-56. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/nrmicro797>

Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 pp.

Hjeljord, L. y A. Tronsmo. 2002. *Trichoderma* and *Gliocladium* in biological control an overview. In: Harman, G. E. y C. P. Kubicek (eds.). *Trichoderma and Gliocladium* Vol. 2: Enzymes, biological control and commercial applications. Taylor & Francis. London. U. K. Pp. 115-127.

Hoyos-Carvajal, L. y J. Bissett. 2011. Biodiversity of *Trichoderma* in Neotropics. In: Grillo, O. y G. Venora. (eds.). *The Dynamical Processes of Biodiversity - Case Studies of Evolution and Spatial Distribution*. InTech. Pp. 303-320. DOI: <https://dx.doi.org/10.5772/23378>

Hoyos-Carvajal, L., S. Orduz y J. Bissett. 2009. Genetic and metabolic biodiversity of *Trichoderma* from Colombia and adjacent Neotropic regions. *Fungal Genetics and Biology* 46(9): 615-631. DOI: <https://dx.doi.org/10.1016/j.fgb.2009.04.006>.

Index fungorum. 2017. Index fungorum base de datos. <http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp>. (Consultado octubre de 2017).

INEGI. 2005. Síntesis de información geográfica del estado de Tabasco, anexo cartográfico. Instituto Nacional Estadística, Geografía e Informática. Ciudad de México, México. Pp. 100.

Jaklitsch, W. M. 2011. European species of *Hypocrea* Part II: species with hyaline ascospores. *Fungal Diversity* 48: 1-247. DOI: <https://dx.doi.org/10.1007/s13225-011-0088-y>

Jaklitsch, W. M. y H. Voglmayr, 2015. Biodiversity of *Trichoderma* (Hypocreaceae) in Southern Europe and Macaronesia. *Studies in Mycology* 80: 1-87.  
DOI: <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.11.001>

Jiang, Y., J. L. Wang, J. Chen, L. J. Mao, X. X. Feng, C. L. Zhang, y F. C. Lin. 2016. *Trichoderma* biodiversity of agricultural fields in east china reveals a gradient distribution of species. *PloS ONE* 11(8): 1-14. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160613>

Jonsell, M. y G. Nordlander. 2002. Insects in polypore fungi as indicator species: a comparison between forest sites differing in amounts and continuity of dead wood. *Forest Ecology and Management* 157(1): 101-118.

Kleifeld, O. y I. Chet. 1992. *Trichoderma harzianum* interaction with plants and effect on growth response. *Plant and Soil* 144(2): 267-272.

Kubicek, C. P., M. Komon-Zelazowska, y I. S. Druzhinina. 2008. Fungal genus *Hypocrea/Trichoderma*: from barcodes to biodiversity. *Journal of Zhejiang University. Science. B* 9(10): 753-763. DOI:<http://doi.org/10.1631/jzus.B0860015>

Miranda, F. y E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 1-179.

Mukherjee, P. K., B. A. Horwitz y C. M. Kenerley. 2012. Secondary metabolism in *Trichoderma* a genomic perspective. *Microbiología* 158(1): 35-45.

DOI: <https://dx.doi.org/10.1099/mic.0.053629-0>

Noss, R., B. Custi y M. J. Groom. 2006. Habitat fragmentation. In. Groom, M. J., G. K. Meffe y C. R. Carroll. (eds.). *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates. Inc. Sunderland. Mass. United States. Pp 213-251.

Okoth, S. A., H. Roimen, B. Mutsotso, E. Muya, J. Kahindi, J. O. Owino y P. Okoth. 2007. Land use systems and distribution of *Trichoderma* species in Embu region, Kenya. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 7: 105-122.

Olmo-Ruiz, D., J. Cifuentes-Blanco, G. Vidal-Gaona y E. Rosique-Gil. 2010. Micromicetos del suelo de una plantación de plátano (*Musa paradisiaca*) en Teapa, Tabasco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81(1): 97-102.

Park, M. S., K. S. Bae y S. H. Yu. 2006. Two new species of *Trichoderma* associated with green mold of oyster mushroom cultivation in Korea. *Mycobiology* 34(3): 111-113. DOI: <https://dx.doi.org/10.4489/MYCO.2006.34.3.111>

Persiani, A. M., O. Maggi, M. A. Casado y F. D. Pineda. 1998. Diversity and variability in soil fungi from a disturbed tropical rain forest. *Mycologia* 90(2): 206-214.

Resende, M., J. de Oliveira, R. Mendez, R. Garcia y A. Rodrigues. 2004. Inoculação de sementes de milho utilizando o *Trichoderma harzianum* como promotor de crescimento. *Ciência e Agrotecnologia* 28: 793-798. DOI : <http://dx.doi.org/10.1590/S1413-70542004000400010>

Samuels, G. J. y A. Ismaiel. 2009. *Trichoderma evansii* and *T. lieckfeldtia*: two new *T. hamatum*-like species. *Mycologia* 101(1): 142-156.

Samuels, G. J., S. L. Dodd, W. Gams, L. A. Castlebury y O. Petrini. 2002. *Trichoderma* species associated with the green mold epidemic of commercially grown *Agaricus bisporus*. *Mycologia* 94(1): 146-170. DOI: <http://dx.doi.org/10.2307/3761854>

Samuels, G. J., P. Chaverri, D. F. Farr y E. B. McCray. 2009. *Trichoderma* online. Systematic Mycology and Microbiology Laboratory. <http://nt.arsgrin.gov/taxadescriptions/keys/TrichodermaIndex.cfm> (18 Abril 2017).

Sánchez, L. 2015. Grupos funcionales de micromicetes saprobios del suelo con diferente grado de perturbación en el PEAB, Macuspana, Tabasco. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco, México. Pp. 39.

Sánchez, V. y O. Rebolledo. 2010. Especies de *Trichoderma* en suelos cultivados con *Agave tequilana* en la región de Los Altos Sur, Jalisco y valoración de su capacidad antagónica contra *Thielaviopsis paradoxa*. *Revista Mexicana de Micología* 32: 11-18.

Sariah, M., C. W. Choo, H. Zakaria y M. S. Norihan. 2005. Quantification and characterization of *Trichoderma* spp. from different ecosystems. *Mycopathologia* 159(1): 113-117. DOI: <https://dx.doi.org/10.1007/s11046-004-4432-6>

Schmoll, M. C., N. Dattenböck, A. Carreras-Villaseñor, D. Mendoza-Mendoza, M. I. Tisch, Alemán y G. R. Cristobal-Mondragon. 2016. The Genomes of three uneven siblings: Footprints of the lifestyles of three *Trichoderma* species. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 80(1): 205-327. DOI: <https://dx.doi.org/10.1128/MMBR.00040-15>

Setälä, H. y M. A. McLean. 2004. Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi. *Oecologia* 139(1): 98-107. DOI: <https://dx.doi.org/10.1007/s00442-003-1478-y>

StatSoft Inc. 2007. Statistica para Windows v. 8.0. Data analysis software system. Tulsa. United States (cd-Rom).

Suárez, M. y F. Momo. 1995. Efectos del herbicida Tribunil (I. A.: Methabenzothiazuron) sobre el hongo celulolítico del suelo *Trichoderma harzianum*. First International Meeting on Microbial Ecology. American Chemical Society, Queretaro. México. Pp. 70.

Torres-De la Cruz, M., C. F. Ortiz-García, C. Bautista-Muñoz, J. A. Ramírez-Pool, N. Ávalos-Contreras, S. Cappello-García y A. De la Cruz-Pérez. 2015. Diversidad de *Trichoderma* en el agroecosistema cacao del estado de Tabasco, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 86(4): 947-961. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.07.012>

Tudela, F. 1990. Recursos naturales y sociedad en el trópico húmedo. In: Leff, E. (ed.). Medio ambiente y desarrollo en México. Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx, México. Pp 149-182.

Vargas M. F. 2002. Áreas Naturales Protegidas de México con decretos estatales. SEMARNAT, INE, CONANP. México, D.F. Pp. 1022.

Verma, M., S. K. Brar, R. D. Tyagi, R. Y. Surampalli y J. R. Valero. 2007. Antagonistic fungi, *Trichoderma* spp. Panoply of biological control. Biochemical Engineering Journal 37(1): 1-20. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bej.2007.05.012>

Vinale, F., K. Sivasithamparam, E. L. Ghisalberti, R. Marra, M. J. Barbetti, H. Li, S. L. Woo y M. Lorito. 2008. A novel role for *Trichoderma* secondary metabolites in the interactions with plants. Physiological and Molecular Plant Pathology 72(1-3): 80-86. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2008.05.005>

Zhang, C. L., I. S. Druzhinina, C. P. Kubicek y T. Xu. 2005. *Trichoderma* biodiversity in China: evidence for a North to South distribution of species in East Asia. FEMS Microbiology Letters 251(2): 251-257. DOI: <https://dx.doi.org/10.1016/j.femsle.2005.08.034>

## 9 CONCLUSIONES GENERALES

De manera general, los resultados expuestos, sugieren que las perturbaciones tienen un efecto sobre la diversidad de especies de micromicetes saprobios, lo que provoca cambios en la estructura de la comunidad de este grupo de organismos.

1.- Se detectó una alta riqueza de micromicetes saprobios en la zona de PEAB. En total se aislaron 119 especies de micromicetes saprobios; siendo *Penicillium*, *Paecilomyces*, *Trichoderma* y *Aspergillus* los géneros mejor representados en los sitios de estudio. Nueve especies representan nuevos registros para México y Tabasco.

2.- Los resultados de la abundancia, diversidad y equitatividad muestran que existen diferencias significativas entre las parcelas. En las parcelas conservada y semiconservada, la riqueza, diversidad y equitatividad fueron significativamente mayores que en la perturbada, sin embargo, la abundancia fue mayor en el sitio con mayor perturbación.

3.- El PEAB alberga una alta diversidad del género *Trichoderma*. Se aislaron 13 especies del género *Trichoderma*; cuatro de ellas representan el primer registro para Tabasco.

4.- De acuerdo con los resultados obtenidos para esta zona, se puede inferir que la actividad agrícola no influye significativamente sobre la diversidad y el número de colonias de *Trichoderma*; sin embargo, dichas perturbaciones mostraron un efecto sobre la dominancia de las especies.

## 10 LITERATURA CITADA

- Abadie, J. C., Machon, N., Muratet, A. y Porcher, E. (2011). Landscape disturbance causes small-scale functional homogenization, but limited taxonomic homogenization, in plant communities. *Journal of Ecology*, 99(5), 1134-1142.
- Abrego, N. y Salcedo, I. (2013). Variety of woody debris as the factor influencing wood-inhabiting fungal richness and assemblages: Is it a question of quantity or quality?. *Forest ecology and management*, 291, 377-385.
- Abrego, N., García-Baquero, G., Halme, P., Ovaskainen, O. y Salcedo, I. (2014). Community turnover of wood-inhabiting fungi across hierarchical spatial scales. *PloS one*, 9(7), e103416.
- Abrego, N., Bässler, C., Christensen, M. y Heilmann-Clausen, J. (2015). Implications of reserve size and forest connectivity for the conservation of wood-inhabiting fungi in Europe. *Biological Conservation*, 191, 469-477.
- Aguirre-Acosta, E., Ulloa, M., Aguilar, S., Cifuentes, J. y Valenzuela, R. (2014). Biodiversidad de hongos en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85, S76-S81.
- Aime, M. C. y Brearley, F. Q. (n.d.). Tropical fungal diversity: closing the gap between species estimates and species discovery.
- Allen, E. B.; Allen, Michael F.; Helm, D. J.; Trappe, J. M.; Molina, R. y Rincon, E. (1995). Patterns and regulation of arbuscular and ectomycorrhizal plant and fungal diversity. *Plant and Soil*, 170, 47-62.
- Allen, M. F., Kitajima, K. y Hernandez, R.R. (2014). Mycorrhizae and global change. In *Trees in a Changing Environment* (37-59). Springer Netherlands.
- Alves, J. J. A., de Araujo, M. A. y do Nascimento, S. S. (2009). Degradation of caatinga: an investigation geographical ecology. *Caatinga*, 22(3), 126-135.
- Azaz A. D. (2003). Isolation and identification of soilborne fungi in fields irrigated by GAP in Harran Plain using two isolation methods. *Turkish Journal of Botany*, 27(2), 83-92.
- Bachelot, B., Uriarte, M., Zimmerman, J., Thompson, J., Leff, J. W., Asaii, A. y McGuire, K. (2016). Long-lasting effects of land use history on soil fungal communities in second-growth tropical rain forests. *Ecological Applications*, 26(6), 1881–1895. <https://doi.org/10.1890/15-1397.1>
- Baker, S. C., Spies, T. A., Wardlaw, T. J., Balmer, J., Franklin, J. F. y Jordan, G. J. (2013). The harvested side of edges: effect of retained forests on the re-establishment of biodiversity in adjacent harvested areas. *Forest Ecology and Management*, 302, 107-121.
- Bárcenas-Moreno, G. y Baath, E. (2009). Bacterial and fungal growth in soil heated at different temperatures to simulate a range of fire intensities. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(12), 2517–2526. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.09.010>

- Bárcenas-Moreno, G., García-Orenes, F., Mataix-Solera, J., Mataix-Beneyto, J. y Baath, E. (2011). Soil microbial recolonisation after a fire in a Mediterranean forest. *Biology and Fertility of Soils*, 47(3), 261–272. <https://doi.org/10.1007/s00374-010-0532-2>
- Barron, E. S. (2011). The emergence and coalescence of fungal conservation social networks in Europe and the USA. *Fungal Ecology*, 4(2), 124-133.
- Bässler, C., Müller, J., Svoboda, M., Lepšová, A., Hahn, C., Holzer, H. y Pouska, V. (2012). Diversity of wood-decaying fungi under different disturbance regimes—a case study from spruce mountain forests. *Biodiversity and conservation*, 21(1), 33-49.
- Bässler, C., Müller, J., Cadotte, M. W., Heibl, C., Bradtka, J. H., Thorn, S. y Halbwachs, H. (2016). Functional response of lignicolous fungal guilds to bark beetle deforestation. *Ecological Indicators*, 65, 149-160.
- Bastias, B. A., Huang, Z. Q., Blumfield, T., Xu, Z. y Cairney, J. W. G. (2006). Influence of repeated prescribed burning on the soil fungal community in an eastern Australian wet sclerophyll forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 38(12), 3492–3501. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.06.007>
- Berg, M. P., Kniese, J. P. y Verhoef, H. A. (1998). Dynamics and stratification of bacteria and fungi in the organic layers of a scots pine forest soil. *Biology and Fertility of Soils*, 26, 313-322.
- Berglund, H. y Jonsson, B. G. (2003). Nested plant and fungal communities; the importance of area and habitat quality in maximizing species capture in boreal old-growth forests. *Biological Conservation*, 112(3), 319-328.
- Bettucci, L. y Roquebert, M. F. (1995). Microfungi from a tropical rain forest litter and soil: a preliminary study. *Nova Hedwigia*, (1-2), 111-118.
- Beudert, B., Bässler, C., Thorn, S., Noss, R., Schröder, B., Dieffenbach-Fries, H. y Müller, J. (2015). Bark beetles increase biodiversity while maintaining drinking water quality. *Conservation Letters*, 8(4), 272-281.
- Bills, G.F. y Polishook, J. D. (1994). Abundance and diversity of microfungi in leaf litter of a lowland rain forest in Costa Rica. *Mycologia*, 187-198.
- Boer, W., Folman, L. B., Summerbell, R. C. y Boddy, L. (2005). Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development. *FEMS microbiology reviews*, 29(4), 795-811.
- Bonkowski, M., Griffiths, B. S. y Ritz, K. (2000). Food preferences of earthworms for soil fungi. *Pedobiologia*, 44(6), 666-676.
- Brazee, N. J., Lindner, D. L., D'Amato, A. W., Fraver, S., Forrester, J. A. y Mladenoff, D. J. (2014). Disturbance and diversity of wood-inhabiting fungi: effects of canopy gaps and downed woody debris. *Biodiversity and conservation*, 23(9), 2155-2172.
- Bridge, P. y Spooner, B. (2001). Soil fungi: diversity and detection. *Plant and soil*, 232(1-2), 147-154.

- Brown, A. H. y Smith, G. (1957). The genus *Paecilomyces* Bainier and its perfect stage *Byssochlamys* Westling. *Transactions of the British Mycological Society*, 40(1), 171N2-891N3.
- Burke, D. J., Dunham, S. M. y Kretzer, A. M., (2008). Molecular analysis of bacterial communities associated with the roots of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) colonized by different ectomycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, 65, 299-309.
- Burke, D. J., Smemo, K. A., López-Gutiérrez, J. C. y DeForest, J. L. (2012). Soil fungi influence the distribution of microbial functional groups that mediate forest greenhouse gas emissions. *Soil Biology and Biochemistry*, 53, 112-119.
- Cabello, M. y Arambarri, A. (2002). Diversity in soil fungi from undisturbed and disturbed *Celtis tala* and *Scutia buxifolia* forests in the eastern Buenos Aires province (Argentina). *Microbiological research*, 157(2), 115-125.
- Cannon, P. F. y Hawksworth, D. L. (1995). The diversity of fungi associated with vascular plants: The known, the unknown and need to bridge the knowledge gap. *Adv. Plant Pathol*, 11, 277-302.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Georgina, M. M., Tilman, D. Wardle, D. A., Kinzig, A. P. y Gretchen, C. D. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59-67.
- Carlie, M. J. y Watkinson, S. C. (1994). *The fungi*. Academic Press. Nueva York. 482 Pp.
- Cairney J. W. G. y Bastias, B. A. (2007). Influences of fire on forest soil fungal communities. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(2), 207-215. <https://doi.org/10.1139/X06-190>
- Castañeda, R. R. y Heredia, G. (2000a), *Carrismyces*, a new genus of hyphomycetes from a cloud forest in Mexico, *Mycotaxon* 76, 125-130.
- Castañeda, R. R. y Heredia, G. (2000b), Two new dematiaceous Hyphomyce- tes on *Cyathea* from Mexico, *Cryptogamie Mycologie*, 21(4), 221-228.
- Castañeda R. R., Heredia, G., Reyes, M., Arias, .R. M. y Decock, C. (2001). A revision of the genus *Pseudospi- ropes* and some new taxa, *Cryptogamie Mycologie*, 22(1), 3-18.
- Castillo, A. O. y Zavala, C. J. (1996). Fisiografía, recursos vegetales y alternativas de manejo en el Parque Estatal Agua Blanca, Tabasco. *Universidad y ciencia*, 12(23), 63-70.
- Chapin, S. F., Zavaleta, S., Eviners, V., Naylor, R., Vitousek, P., Reynolds, H. Hooper, D. Lavorel, S. Sala, O. Hobbie, S., Mack, M. y Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234-242.
- Christensen, M. y Whittingham, W. F. (1965). The soil microfungi of open bogs and conifer swamps in Wisconsin. *Mycologia*, 57(6), 882-896.
- Cho, H., Kim, M., Tripathi, B. y Adams, J. (2017). Changes in Soil Fungal Community Structure with Increasing Disturbance Frequency. *Microbial Ecology*, 74(1), 62–77. <https://doi.org/10.1007/s00248-016-0919-1>

- Christensen, M. (1989). A view of fungal ecology. *Mycologia*, 81, 1–19.
- Comita, L. S., Muller-Landau, H. C., Aguilar, S. y Hubbell, S. P. (2010). Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science*, 329(5989), 330-332.
- CONANP (COMISIÓN NACIONAL DE ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS). (2013). Regiones de áreas naturales protegidas de México. De: <http://sig.conanp.gob.mx/website/pagsig/informacion/info.htm>
- Cox, F., Barsoum, N., Lilleskov, E. A. y Bidartondo, M. I. (2010). Nitrogen availability is a primary determinant of conifer mycorrhizas across complex environmental gradients. *Ecology letters*, 13(9), 1103-1113.
- Crockatt, M. E. (2012). Are there edge effects on forest fungi and if so do they matter?. *Fungal Biology Reviews*, 26(2), 94-101.
- Crockatt, M. E. y Bebbler, D. P. (2015). Edge effects on moisture reduce wood decomposition rate in a temperate forest. *Global change biology*, 21(2), 698-707.
- Curlevski, N. J. A., Xu, Z. H., Anderson, I. C. y Cairney, J. W. G. (2010). Diversity of soil and rhizosphere fungi under *Araucaria bidwillii* (Bunya pine) at an Australian tropical montane rainforest site. *Fungal Diversity*, 40(1), 12-22.
- Dickie A. I. A. N. y Reich, P. B. (2005). Ectomycorrhizal fungal communities at forest edges. *Journal of Ecology*, 93(2), 244-255.
- Dighton, J. (2003). *Fungi in Ecosystem Processes*. New York: Marcel Dekker. 432.
- Domsch, K. H., Gams, W. y Anderson, T. H. (1980). *Compendium of soil fungi*. Volume 1. Academic Press (London) Ltd.
- Ďugová, O., Barančoková, M., Krajčí, J. y Barančok, P. (2013). Soil micromycetes and vegetation changes associated with vegetative cover destruction on chosen localities of Tatry mountains— first approach. *Ekológia (Bratislava)*, 32(2), 158–172. <https://doi.org/10.2478/eko-2013-0014>
- Farrow, W. M. (1954). Tropical soil fungi. *Mycologia*, 46, 632-645.
- Fisk, M. C., Fahey, T. J., Sobieraj, J. H., Staniec, A. C., Crist, T. O., Plant, S. y Costello, A. (2016). Rhizosphere disturbance influences fungal colonization and community development on dead fine roots, *Plant and soil*, 341(1), 279–293.
- Fracetto, G. G., Azevedo, L. C., Fracetto, F. J., Andreote, F. D., Lambais, M. R. y Pfenning, L. H. (2013). Impact of Amazon land use on the community of soil fungi. *Scientia Agricola*, 70(2), 59-67.
- Fröhlich, J. y Hyde, K.D. (1999). Biodiversity of palm fungi in the tropics: Are global fungal diversity estimates realistic?. *Biodiversity and Conservation*, 8, 977- 1004.

- Gaddeyya, G., Niharika, P. S., Bharathi, P. y Kumar, P.R. (2012). Isolation and identification of soil mycoflora in different crop fields at Salur Mandal. *Advances in Applied Science Research*, 3(4), 2020-2026.
- Gams, W. (1992). The análisis of communities of saprophytic microfungi with special reference to soil fungi. En: *Fungi in vegetation science*. (Ed: W. Winterhoff). Kluwer Academic Publishers. Netherlands. 183-223.
- García-Morales, R., Moreno, C. E. y Bello-Gutiérrez, J. (2011). Renovando las medidas para evaluar la diversidad en comunidades ecológicas: el número de especies efectivas de murciélagos en el sureste de Tabasco, México. *Therya*, 2(3), 205-215.
- García-Morales, R., Gordillo-Chávez, E. J., Valdez-Leal, J. de D. y Pacheco-Figueroa, C. J. (2014). Las áreas naturales protegidas y su papel en la conservación de los murciélagos del estado de Tabasco, México. *Therya*, 5(3), 725-736. <https://doi.org/10.12933/therya-14-217>
- Gelorini, V., Verbeken, A., Lens, L., Eggermont, H., Odgaard, B. V. y Verschuren, D. (2012). Effects of land use on the fungal spore richness in small crater-lake basins of western Uganda. *Fungal Diversity*, 55(1), 125-142. <https://doi.org/10.1007/s13225-012-0155-z>
- Gibertoni, T. B., Nogueira-Melo, G. S., de Lira, C. R., Baltazar, J. M. y Santos, P. J. (2015). Distribution of poroid fungi (Basidiomycota) in the Atlantic Rain Forest in Northeast Brazil: implications for conservation. *Biodiversity and conservation*, 24(9), 2227-2237
- Grilli, G., Longo, S., Huais, P. Y., Pereyra, M., Verga, E. G., Urcelay, C. y Galetto, L. (2017). Fungal diversity at fragmented landscapes: synthesis and future perspectives. *Current Opinion in Microbiology*, 37, 161-165.
- Guzmán, G. (1998). Análisis cualitativo y cuantitativo de la diversidad de los hongos en México (Ensayo sobre el inventario fúngico del país). In *La diversidad biológica de Iberoamérica II*, G. Halffter (ed.). *Acta Zoológica Mexicana*, nueva serie vol. Especial, CYTED e Instituto de Ecología, Xalapa. 111-175.
- Halme, P., Heilmann-Clausen, J., Rämä, T., Kosonen, T. y Kunttu, P. (2012). Monitoring fungal biodiversity—towards an integrated approach. *Fungal Ecology*, 5(6), 750-758.
- Hameed, A., Asrar, M. y Aziz, A. (2016). Isolation of fungi from various agricultural fields as a function of soil depth and seasonal variability. *J. Biotechnol*, 13(1), 39–48. Retrieved from [www.pjbt.org](http://www.pjbt.org)
- Hannula, S. E., de Boer, W. y Veen, J. A. V. (2010). Soil Biology & Biochemistry In situ dynamics of soil fungal communities under different genotypes of potato, including a genetically modified cultivar. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(12), 2211–2223. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.08.020>
- Hawksworth, D. L. (1993). The tropical fungal biota: Census, pertinence, prophylaxis, and prognosis. Pages 265-293 in: *Aspects of Tropical Mycology*. S. Isaac, J. S. Frankland, R. Watling, & A. J. S. Whalley, eds. Cambridge University Press, Cambridge

- Hawksworth, D. L., y Rossman, A. Y. (1997). Where are all the undescribed fungi?. *Phytopathology*, 87(9), 888-891.
- Hawksworth, D. L. (2001). The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. *Mycological Research*, 105, 1422–1432.
- Heilmann-Clausen, J. y Christensen, M. (2005). Wood-inhabiting macrofungi in Danish beech-forests—conflicting diversity patterns and their implications in a conservation perspective. *Biological Conservation*, 122(4), 633-642.
- Heilmann-Clausen, J. y Læssøe, T. (2012). On species richness estimates, climate change and host shifts in wood-inhabiting fungi. *Fungal Ecology*, 5(5), 641-646.
- Heilmann-Clausen, J., Barron, E. S., Boddy, L., Dahlberg, A., Griffith, G. W., Nordén, J. y Halme, P. (2015). A fungal perspective on conservation biology. *Conservation biology*, 29(1), 61-68.
- Heredia, G.; Arias, R. M. y Reyes-Estebanez, M. (2000). Contribución al conocimiento de los hongos Hyphomycetes de México. *Acta Botánica Mexicana*, 51, 39-51.
- Heredia, G.; Arias, R. M., Reyes-Estebanez, M. y Bills, G. 2001. Talaromyces ocotl sp. nov. and observations on T. rotundus from conifer soils of Veracruz state, México. *Mycologia*, 93, 528-540.
- Heredia, A. G., Reyes E. M., Arias, M. R. M., Mena, P. J. y Mercado, S. Á. (2004). Adiciones al conocimiento de la diversidad de los hongos conidiales del bosque mesófilo de montaña del estado de Veracruz. *Acta Botánica Mexicana*, 66, 1-22.
- Heredia, G., Arias, R. M. Mena, P. J. y Mercado, S. A. (2006). Adiciones al conocimiento de los hongos conidiales del bosque mesófilo de montaña del estado de Veracruz. II, *Acta Botánica Mexicana* 77,15-25.
- Heredia, A. G. y Arias, M. R. M. (2008). Hongos saprobios y endomicorrizógenos en suelos. Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: diversidad, manejo y conservación. Instituto de Ecología AC (INECOL) e Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México, 193-213.
- Heredia, A. G., Arias. M. R. M y Becerra, H. C.I. (2008). Análisis del conocimiento de los hongos anamorfos saprobios en México. In Tópicos sobre diversidad, ecología y usos de los hongos microscópicos en Iberoamérica, G. Heredia (ed.). Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED) e Instituto de Ecología, Xalapa. p. 81-101.
- Heredia, A. G., Mena, P. J., Mercado, S. Á., y Gómez, C. M. (2013). Nuevos registros de hongos anamorfos tropicales asociados a restos vegetales para México. *Revista mexicana de micología*, 37, 69-81.
- Herrera, T. y Ulloa, M. (1990). El reino de los hongos. UNAM-FCE. México. 552.
- Herrera, T. y Ulloa, M. (1998). El reino de los hongos. Micología básica y aplicada. Ed.

- Hyde, K. D., Bussaban, B., Paulus, B., Crous, P. W., Lee, S., McKenzie, E. H. C., Photita, W. y Lumyong, S. (2007). Diversity of saprobic microfungi. *Biodiversity and conservation*, 16(1), 7–35. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9119-5>
- Hoyos-Carvajal, L. y Bissett, J. (2011). Biodiversity of Trichoderma in Neotropics, The Dynamical Processes of Biodiversity - Case Studies of Evolution and Spatial Distribution, PhD. Oscar Grillo (Ed.), InTech, DOI: 10.5772/23378.
- INEGI. (2001). Síntesis de información geográfica del estado de Tabasco, anexo cartográfico. Instituto Nacional Estadística, Geografía e Informática. Ciudad de México, México. Pp. 100.
- INEGI. (2005). Síntesis de información geográfica del estado de Tabasco, anexo cartográfico. Instituto Nacional Estadística, Geografía e Informática. Ciudad de México, México. Pp. 100.
- Izquierdo, I., Caravaca, F., Alguacil, M. M., Hernández, G. y Roldán, A. (2005). Use of microbiological indicators for evaluating success in soil restoration after revegetation of a mining area under subtropical conditions. *Applied Soil Ecology*, 30(1), 3-10.
- Jena, S. K., Tayung, K., Rath, C. C. y Parida, D. (2015). Occurrence of culturable soil fungi in a tropical moist deciduous forest Similipal Biosphere Reserve, Odisha, India. *Brazilian journal of microbiology*, 46(1), 85–96.
- Joergensen, R. G. y Wichern F. (2008). Quantitative assessment of the fungal contribution to microbial tissue in soil. *Soil Biology Biochemistry*, 40, 2977–2991.
- Jönsson, M. T., Ruete, A., Kellner, O., Gunnarsson, U. y Snäll, T. (2017). Will forest conservation areas protect functionally important diversity of fungi and lichens over time?. *Biodiversity and Conservation*, 26(11), 2547-2567.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375.
- Juárez-Ramírez, M. C., Aguilar-López, J. L. y Pineda, E. (2016). Protected natural areas and the conservation of amphibians in a highly transformed mountainous region in Mexico. *Herpetological Conservation and Biology*, 11, 19–28.
- Klich, M. A. (2002). Biogeography of Aspergillus species in soil and litter. *Mycologia*, 94(1), 21-27.
- Kostadinova, N., Krumova, E., Tosi, S. y Pashova, A. M. (2009). Isolation and Identification of Filamentous Fungi from Island Livingston, Antarctica. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 23(sup1), 267–270. <https://doi.org/10.1080/13102818.2009.10818416>
- Kumar, K. S., Sajwan, K. S., Alva, A. K. y Manian, S. (2007). Effects of surface fire on litter decomposition and occurrence of microfungi in a Cymbopogon polyneuros dominated grassland. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 53(2), 205–219. <https://doi.org/10.1080/03650340701214857>
- Lilleskov, E. A., Hobbie, E. A. y Horton, T. R. (2011). Conservation of ectomycorrhizal fungi: exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fungal Ecology*, 4(2), 174-183.

- Lauber, C. L., Strickland, M. S., Bradford, M. A. y Fierer, N. (2008). The influence of soil properties on the structure of bacterial and fungal communities across land-use types. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(9), 2407-2415
- Lodge, D.J. y Cantrell, S. (1995). Fungal communities in wet tropical forests: variation in time and space. *Canadian Journal of Botany*, 73(S1), 1391-1398.
- Lodge, D.J. (1997). Factors related to diversity of decomposer fungi in tropical forests. *Biodiversity & Conservation*, 6(5), 681-688.
- Logue, J. B., Findlay, S. E. G. y Comte, J. (2015). Editorial: Microbial Responses to Environmental Changes. *Frontiers in Microbiology*, 6, 1364. <http://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01364>
- López-Quintero, C. A., Straatsma, G., Franco-Molano, A. E. y Boekhout, T. (2012). Macrofungal diversity in Colombian Amazon forests varies with regions and regimes of disturbance. *Biodiversity and conservation*, 21(9), 2221-2243.
- Lucarotti, C. J., Kelsey, C. T. y Auclair, A. N. (1978). Microfungal variations relative to post-fire changes in soil environment. *Oecologia*, 37(1), 1-12. Doi: [10.1007/BF00349986](https://doi.org/10.1007/BF00349986)
- Maggi, O., Persiani, A. M., Casado, M. A. y Pineda, F. D. (1990). Edaphic mycoflora recovery in tropical forests after shifting cultivation. *Acta Oecologica*, 11(3), 337-350.
- Maldonado-Sánchez, E.A. y Maldonado-Mares, F. (2010). Estructura y diversidad arbórea de una selva alta perennifolia en Tacotalpa, Tabasco, México. *Universidad y ciencia*, 26(3), 235-245.
- Mangan, S. A., Schnitzer, S. A., Herre, E. A., Mack, K. M., Valencia, M. C., Sanchez, E. I. y Bever, J. D. (2010). Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, 466(7307), 752-755.
- Margules, C. R. y Pressey, R. L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature*, 405(6783), 243-253. <https://doi.org/10.1038/35012251>
- Martorell, C. y Peters, E. M. (2005). The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, 124(2), 199-207.
- Martínez-Rivera, K., Heredia, G., Rosique-Gil, E. y Cappello, S. (2014). Hongos anamorfos asociados a restos vegetales del Parque Estatal " Agua Blanca", Macuspana, Tabasco, México. *Acta botánica mexicana*, 107, 99-119.
- Meng, H., Li, K., Nie, M., Wan, J. R., Quan, Z. X., Fang, C. M. y Li, B. (2013). Responses of bacterial and fungal communities to an elevation gradient in a subtropical montane forest of China. *Applied microbiology and biotechnology*, 97(5), 2219-2230.
- McCabe, D. J. y Gotelli, N. J. (2000). Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia*, 124(2), 270-279. <https://doi.org/10.1007/s004420000369>
- McGuire, K. L., Bent, E., Borneman, J., Majumder, A., Allison, S. D. y Treseder, K. K. (2010). Functional diversity in resource use by fungi. *Ecology*, 91(8), 2324-2332.

- McGuire, K. L., Fierer, N., Bateman, C., Treseder, K. K. y Turner, B. L. (2012). Fungal Community Composition in Neotropical Rain Forests: the Influence of Tree Diversity and Precipitation. *Microbial ecology*, 63(4), 804–812. <https://doi.org/10.1007/s00248-011-9973-x>
- McGuire, K. L., D'Angelo, H., Brearley, F. Q., Gedallovich, S. M., Babar, N., Yang, N. y Mansor, P. (2015). Responses of soil fungi to logging and oil palm agriculture in Southeast Asian tropical forests. *Microbial ecology*, 69(4), 733-747.
- McMullan-Fisher, S. J. M., May, T. W., Robinson, R. M., Bell, T. L., Lebel, T., Catcheside, P. y York, A. (2011). Fungi and fire in Australian ecosystems: a review of current knowledge, management implications and future directions. *Australian Journal of Botany*, 59(1), 70–90. Retrieved from <https://doi.org/10.1071/BT10059>
- Miranda, F. y Hernández, X. E. (1963). Fisiografía y vegetación. Las zonas áridas del centro y noreste de México. Ed. IMRNR. México, DF, 1-27.
- Mondragón, S. A. (2013). Evaluación de la riqueza y abundancia de macromicetes en tres habitats con diferente grado de perturbación en el Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco, México. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Morel, M., Meux, E., Mathieu, Y., Thuillier, A., Chibani, K., Harvengt, L. y Gelhaye, E. (2013). Xenomic networks variability and adaptation traits in wood decaying fungi. *Microbial biotechnology*, 6(3), 248-263.
- Morris, R. J. (2010). Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1558), 3709–3718. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0273>
- Mueller, G. M. y Schmit, J.P. (2007). Fungal biodiversity: what do we know? What can we predict?. *Biodiversity and Conservation*, 16(1), 1-5.
- Nie, M., Meng, H., Li, K. y Li, J. C. B. (2012). Comparison of Bacterial and Fungal Communities Between Natural and Planted Pine Forests in Subtropical China. *Current microbiology*, 64(1), 34–42. <https://doi.org/10.1007/s00284-011-0031-1>
- Norden, J., Penttilä, R., Siitonen, J., Tomppo, E. y Ovaskainen, O. (2013). Specialist species of wood-inhabiting fungi struggle while generalists thrive in fragmented boreal forests. *Journal of Ecology*, 101(3), 701-712.
- Norros, V. (2013). Measuring and modelling airborne dispersal in wood decay fungi. University of Helsinki, Faculty of Biological and Environmental Sciences, Department of Biosciences. Thesis Doctoral. Finlandia.
- Olmo-Ruiz, D., Cifuentes-Blanco, J., Vidal-Gaona, G. y Rosique-Gil, E. (2010). Micromicetos del suelo de una plantación de plátano (*Musa paradisiaca*) en Teapa, Tabasco, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 81(1), 97-102.
- Oporto, S., Arriaga-Weiss, S. L. y Castro-Luna, A. A. (2015). Diversidad y composición de murcielagos frugivoros en bosques secundarios de Tabasco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(2), 431–439. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.009>

- Oren, A. y Steinberger, Y. (2008). Catabolic profiles of soil fungal communities along a geographic climatic gradient in Israel. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(10), 2578-2587.
- Peay, K. G., Baraloto, C. y Fine, P. V. (2013). Strong coupling of plant and fungal community structure across western Amazonian rainforests. *The ISME Journal*, 7(9), 1852–1861. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.66>
- Penttilä, R., Lindgren, M., Miettinen, O., Rita, H. y Hanski, I. (2006). Consequences of forest fragmentation for polyporous fungi at two spatial scales. *Oikos*, 114(2), 225-240.
- Pereira M. C., Franca, F. R. P., Ferreira, M. T., Silva, D. M., Cirillo, M. Â. y Batista, L. R. (2016). Soilborne Fungi of the *Aspergillus* and *Penicillium* Genera in a Preserved Region of the Brazilian Cerrado Biome. *Journal of Microbiology Research*, 6(1), 14-22.
- Persiani, A., Maggi, O., Casado, M.A. y Pineda, F.D. (1998). Diversity and variability in soil fungi from a disturbed tropical rain forest. *Mycologia*, 90(2), 206-214.
- Persiani, A. M. (2013). On ecology of post-fire soil fungi: assessing impact of disturbance using species-abundance models as measure of community organization. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, 147(4), 1104–1106. <https://doi.org/10.1080/11263504.2013.864717>
- Persiani, A. M. y Maggi, O. (2013). Species-abundance distribution patterns of soil fungi: contribution to the ecological understanding of their response to experimental fire in Mediterranean maquis (southern Italy). *Mycologia*, 105(2), 260–276. <https://doi.org/10.3852/11-425>
- Pfenning, L. (1996). Soil and rhizosphere microfungi from Brazilian tropical forest ecosystems. In Biodiversity of tropical microfungi, H. D. Hyde (ed.). Hong Kong University Press. pp. 341–365.
- Pitt, J. I. (1979). The genus *Penicillium* and its teleomorphic states *Eupenicillium* and *Talaromyces*. Academic Press, Ltd., London, United Kingdom.
- Regnery, B., Paillet, Y., Couvet, D. y Kerbirou, C. (2013). Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests?. *Forest ecology and management*, 295, 118-125.
- Reyes-Figueroa, O., Ortiz-García, C. F., Torres-de la Cruz, M., Lagunes-Espinoza, L. D. C. y Valdovinos-Ponce, G. (2016). *Trichoderma* species from the cacao agroecosystem with biocontrol potential of *Moniliophthora roreri*. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 22(2), 149-163.
- Ribeiro, E. M. S., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B. A., Tabarelli, M. y Leal, I. R. (2015). Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 52(3), 611–620. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12420>
- Rohilla, S. K. y Salar, R.K. (2012). Isolation and characterization of various fungal strains from agricultural soil contaminated with pesticides. *Research Journal of Recent Sciences ISSN*, 1, 297, 303.

- Romero-Olivares, A. L., Baptista-Rosas, R. C., Escalante, A. E., Bullock, S. H. y Riquelme, M. (2013). Distribution patterns of Dikarya in arid and semiarid soils of Baja California, Mexico. *Fungal Ecology*, 6(1), 92-101.
- Rosique-Gil, J. E. (2004). Diversidad y abundancia de los hongos microscópicos del suelo de un tinal de Tabasco. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rudolf, K., Morschhauser, T. y Pál-Fám, F. (n.d.). Macrofungal diversity in disturbed vegetation types in North-East Hungary. *Central European journal of biology*, 7(4), 634-647. <https://doi.org/10.2478/s11535-012-0050-3>
- Samaniego-Gaxiola, J. A. y Chew-Madinaveitia, Y. (2007). Diversidad de géneros de hongos del suelo en tres campos con diferente condición agrícola en La Laguna, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 78(2), 383-390.
- Samson, R. A., Visagie, C. M., Houbraken, J., Hong, S. B., Hubka, V., Klaassen, C. H., Perrone, G., Seifert, K., Susca, A., Tanney, J. B., Varga, J., Kocsube, S., Szigeti, G., Yaguchi, T. y Frisvad, J. C. (2014). Phylogeny, identification and nomenclature of the genus *Aspergillus*. *Studies in mycology*, 78, 141-173.
- Schmit, J.P. y Mueller, G.M. (2007). An estimate of the lower limit of global fungal diversity. *Biodiversity and Conservation*, 16(1), 99-111.
- Schnoor, T. K., Lekberg, Y., Rosendahl, S. y Olsson, P. A. (2011). Mechanical soil disturbance as a determinant of arbuscular mycorrhizal fungal communities in semi-natural grassland. *Mycorrhiza*, 21(3), 211–220. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0325-3>
- Shrestha, K. B., Måren, I. E., Arneberg, E., Sah, J. P. y Vetaas, O. R. (2013). Effect of anthropogenic disturbance on plant species diversity in oak forests in Nepal, Central Himalaya. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services and Management*, 9(1), 21–29. <https://doi.org/10.1080/21513732.2012.749303>
- Sillett, S. C., McCune, B., Peck, J. E., Rambo, T. R. y Ruchty, A. (2000). Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests. *Ecological applications*, 10(3), 789-799.
- Siitonen, P., Lehtinen, A. y Siitonen, M. (2005). Effects of Forest Edges on the Distribution, Abundance, and Regional Persistence of Wood-Rotting Fungi. *Conservation Biology*, 19, 250–260. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00232.x
- Smith, S. E., y Read D. J. (2008). Mycorrhizal symbiosis. 3rd. Edn., Academic Press, London.
- Sobek, E. A. y Zak, J. C. (2003). The soil FungiLog procedure: method and analytical approaches toward understanding fungal functional diversity. *Mycologia*, 95(4), 590-602.
- Souza-Motta, C. M. D., Cavalcanti, M. A. D. Q., Fernandes, M. J. D. S., Lima, D. M. M., Nascimento, J. P. y Laranjeira, D. (2003). Identification and characterization of filamentous fungi isolated from the sunflower (*Helianthus annuus* L.) rhizosphere according to their capacity to hydrolyse inulin. *Brazilian Journal of Microbiology*, 34(3), 273-280.

- Sulochana, C. B. (1952). Soil conditions and root diseases. IV. Germination of conidia of *Fusarium vasinfectum* in micro-element amended soils. *Proceeding of the Indian Academy of Sciences Sect. B*, 36, 229-233.
- Suryanarayanan, T. S., Venkatesan, G. y Murali, T. S. (2003). Endophytic fungal communities in leaves of tropical forest trees: diversity and distribution patterns. *Current Science*, 85(4), 489-493.
- Svensson, J. R., Lindegarth, M. y Pavia, H. (2009). Equal rates of disturbance cause different patterns of diversity. *Ecology*, 90(2), 496–505. <https://doi.org/10.1890/07-1628.1>
- Talbot, J. M., Bruns, T. D., Taylor, J. W., Smith, D. P., Branco, S., Glassman, S. I. y Peay, K. G. (2014). Endemism and functional convergence across the North American soil mycobiome. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(17), 6341-6346.
- Terborgh, J. y Estes, J. A. (2012). *Trophic Cascades. Predators, Prey, and the Changing Dynamics of Nature*. OislandPress. Washington, D. C. 464 Pp.
- Thom, D. y Seidl, R. (2016). Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests. *Biological Reviews*, 91(3), 760-781.
- Tiwari, V. K. y Rai, B. (1977). Effect of soil burning on microfungi. *Plant and soil*, 47(3), 693-697.
- Torres-De la Cruz, M., Ortiz-García, C. F., Bautista-Muñoz, C., Ramírez-Pool, J. A., Ávalos-Contreras, N., Cappello-García, S. y De la Cruz-Pérez, A. (2015). Diversidad de *Trichoderma* en el agroecosistema cacao del estado de Tabasco, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 86(4), 947-961
- Tudela, F. (1992). La modernización forzada del trópico: el caso de Tabasco, proyecto integrado del Golfo (No. 338.9726 T8).
- Vannette, R. L., Leopold, D. R. y Fukami, T. (2016). Forest area and connectivity influence root-associated fungal communities in a fragmented landscape. *Ecology*, 97(9), 2374-2383.
- Varghese, G. (1972). Soil microflora of plantations and natural rain forest of West Malaysia. *Mycopathologia et Mycologia applicata*, 48(1), 43-61.
- Vázquez, F. J., Acea, M. J. y Carballas, T. (1993). Soil microbial populations after wildfire. *FEMS Microbiology Ecology*, 13(2), 93–103. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1993.tb00055.x>
- Venturella, G., Altobelli, E., Bernicchia, A., Di Piazza, S., Donnini, D., Gargano, M. L. y Montemartini, A. (2011). Fungal biodiversity and in situ conservation in Italy. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 145(4), 950-957.
- Ulloa, M. y R. T. Hanlin. 2006. *Nuevo diccionario ilustrado de micología*. APS Press. St. Paul, Minnesota. 672 pp.
- UNEP-WCMC. (2017). Protected Area Country Profile for Mexico from the world Database of Protected Areas, October 2017. Available at: [www.protectedplanet.net](http://www.protectedplanet.net)

- Wang, J. T., Zheng, Y. M., Hu, H. W., Zhang, L. M., Li, J. y He, J. Z. (2015). Soil pH determines the alpha diversity but not beta diversity of soil fungal community along altitude in a typical Tibetan forest ecosystem. *Journal of Soils and Sediments*, 15(5), 1224–1232. <https://doi.org/10.1007/s11368-015-1070-1>
- Widden, P. y Parkinson, D. (1975). The effects of a forest fire on soil microfungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 7(2), 125-138.
- Wilhelm, R. C., Cardenas, E., Maas, K. R., Leung, H., McNeil, L., Berch, S. y Busse, M. (2017). Biogeography and organic matter removal shape long-term effects of timber harvesting on forest soil microbial communities. *The ISME Journal*, 11(11), 2552-2568.
- White, P. S. y Pickett, S. T. A. 1985 Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* (ed. S. T. A. Pickett). Orlando, FL: Academic Press.
- Wuczkowski, M., Druzhinina, I., Gherbawy, Y., Klug, B., Prillinger, H. y Kubicek, C. P. (2003). Species pattern and genetic diversity of *Trichoderma* in a mid-European, primeval floodplain-forest. *Microbiological research*, 158(2), 125-133.
- Ylläsjärvi, I., Berglund, H. y Kuuluvainen, T. (2011). Relationships between wood-inhabiting fungal species richness and habitat variables in old-growth forest stands in the Pallas-Yllästunturi National Park, northern boreal Finland. *Silva Fennica*, 45(5), 995-1013.
- Zarco-Espinosa, V. M., Valdez-Hernández, J. L., Angeles-Pérez, G., y Castillo-Acosta, O. (2010). Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad Y Ciencia*, 26(1), 1–17.
- Zavala, C. J. y Castillo, A. O. (2002). Cambios de uso de la tierra en el estado de Tabasco. Plan de uso sustentable de los suelos del estado de Tabasco, 2, 38-56.

# 11ANEXOS

Anexo 1. Micromicetes del suelo de las parcelas seleccionadas con su frecuencia de ocurrencia (Fr%) y abundancia (A). Taxa ordenados

alfabéticamente (-Ausente).

Especies	No	Parcela conservada		Parcela semiconservada		Parcela perturbada	
		Fr	Ab	Fr	Ab	Fr	Ab
<i>Absidia cylindrospora</i> (Hagem, 1908)	1	0.69	2	1.14	3	0.56	2
<i>Absidia spinosa</i> (Lendn, 19007)	2	2.08	6	-	-	-	-
<i>Acremonium</i> sp.	3	0.69	2	-	-	-	-
<i>Aspeguillus sclerotiorum</i> (G.A. Huber, 1933)	4	0.69	2	-	-	1.13	4
<i>Aspergillus carbonarius</i> (Bainier) (Thom, 1916)	5	1.04	3	0.76	2	1.13	4
<i>Aspergillus flavus</i> (Link, 1809)	6	1.04	3	0.76	2	2.54	9
<i>Aspergillus japonicus</i> (Saito, 1906)	7	1.38	4	3.41	9	4.51	16
<i>Aspergillus orizae</i> (Ahlb. Cohn, 1884)	119	0.35	1	0.76	2	1.69	6
<i>Aspergillus parasiticus</i> (Speare, 1912)	84	-	-	0.76	2	1.41	5
<i>Aspergillus sojae</i> (Sakag. & K. Yamada, 1944)	8	0.35	1	-	-	1.13	4
<i>Aspergillus</i> sp1	9	1.04	3	0.76	1	-	-
<i>Aspergillus</i> sp2	10	0.35	1	1.52	4	0.28	1
<i>Asperguillus niger</i> (Tiegh, 1867)	11	0.69	2	1.89	5	5.35	19
<i>Asperguillus terreus</i> (Thom, 1918)	12	0.35	1	0.76	1	0.85	3
<i>Asteromyces cruciatus</i> (Moreau & Moreau, 1941)	13	2.77	8	-	-	-	-
<i>Basidiomicete</i> 1	14	1.04	3	1.14	3	0.56	2
<i>Blastomyces albicans</i> (Brownlie, 1920)	85	-	-	0.76	2	-	-
<i>Chrysosporium merdarium</i> (JW Carmich, 1962)	15	0.69	2	1.14	3	-	-
<i>Cladosporium chlorocephalum</i> (Mason y Ellis, 1953)	16	1.04	3	1.14	3	0.56	2
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen, 1850)	17	1.73	5	1.89	5	0.85	3

Especies	No	Parcela conservada		Parcela semiconservada		Parcela perturbada	
		Fr	Ab	Fr	Ab	Fr	Ab
<i>Cochliobolus specifer</i> (R.R. Nelson, 1964)	18	0.35	1	1.89	5	0.85	3
<i>Cunninghamella echinulata</i> (Thaxt., 1903)	19	1.04	3	1.14	3	-	-
<i>Curvularia lunata</i> Wakker (Boedijn, 1933)	20	1.04	3	1.89	5	0.85	3
<i>Cylindrocarpon destructans</i> (Scholten, 1964)	103	0.69	2	1.14	3	-	-
<i>Cylindrocarpon</i> sp.	104	1.73	5	1.89	5	1.41	5
<i>Eurotium chevalieri</i> (Magin, 1909)	105	0.69	2	-	-	1.69	6
<i>Fusarium acuminatum</i> (Ellis y Everh, 1895)	86	-	-	0.76	2	0.85	3
<i>Fusarium chlamydosporum</i> (Wollen y Reinking, 1925)	106	0.69	2	1.52	4	0.85	3
<i>Fusarium oxysporum</i> (Schltdl, 1824)	116	-	-	-	-	1.41	5
<i>Fusarium solani</i> (Mart. Sacc. 1881)	117	-	-	-	-	1.41	5
<i>Fusarium</i> sp	107	1.04	3	-	-	-	-
<i>Fusarium</i> sp	118	-	-	-	-	0.56	1
<i>Geotrichum candidum</i> (Gesell, 1809)	21	0.35	1	-	-	-	-
<i>Gliocladium</i> sp 1	108	1.04	3	1.89	5	1.97	7
<i>Gliocladium</i> sp.	109	1.38	4	1.14	3	1.97	7
<i>Levadura</i> 1	22	1.04	3	0.38	1	-	-
<i>Levadura</i> 3	23	0.69	2	-	-	-	-
<i>Levadura</i> 4	24	0.35	1	-	-	-	-
<i>Levadura</i> 5	25	0.35	1	0.38	1	-	-
<i>Levadura</i> 7	26	1.04	3	0.38	1	-	-
<i>Levadura</i> sp2	87	-	-	0.38	1	-	-
<i>Micelio esteril</i> 1	88	-	-	1.52	4	-	-
<i>Micelio esteril</i> 2	27	1.04	3	1.89	5	0.28	1
<i>Micelio esteril</i> 3	28	1.04	3	-	-	0.28	2
<i>Micelio esteril</i> 4	29	1.38	4	1.89	5	0.28	7

Especies	No	Parcela conservada		Parcela semiconservada		Parcela perturbada	
		Fr	Ab	Fr	Ab	Fr	Ab
<i>Micelio esteril 5</i>	89	-	-	0.76	2	-	-
<i>Micelio esteril 6</i>	90	-	-	1.14	3	-	-
<i>Mucor mucedo (Tode) (Pers., 1801)</i>	30	0.69	2	0.76	2	-	-
<i>Mucor sp.</i>	31	3.11	9	-	-	-	-
<i>Oidiodendron sp.</i>	110	0.69	2	1.52	4	-	-
<i>Paecilomyces aff. Maequandi (Masse, S. Hughes, 1951)</i>	32	0.35	1	0.76	2	0.56	2
<i>Paecilomyces farinosus (Holmsk.) AHS Br. Y G. Sm., 1957)</i>	91	-	-	0.76	2	-	-
<i>Paecilomyces fumosoroseus (Wize) (A.H.S. Br. &amp; G. Sm., 1957)</i>	33	0.35	1	0.76	2	0.28	1
<i>Paecilomyces javanicus ((Bally) A.H.S. Br. &amp; G. Sm. 1957,)</i>	34	1.04	3	0.38	1	-	-
<i>Paecilomyces lilacinus (Thom. Samson, 1974)</i>	35	0.69	2	0.38	1	0.56	2
<i>Paecilomyces sp1</i>	36	0.69	2	0.38	1	-	-
<i>Paecilomyces sp2</i>	95	-	-	0.38	1	-	-
<i>Paecilomyces sp3</i>	101	-	-	-	-	1.41	5
<i>Paecilomyces sp4</i>	37	0.35	1	0.76	2	-	-
<i>Paecilomyces sp5</i>	92	-	-	0.38	1	-	-
<i>Paecilomyces sp7</i>	94	-	-	0.38	1	0.28	1
<i>Paecilomyces variotii (Bainier, 1907)</i>	38	0.35	1	0.38	1	0.28	1
<i>Paecilomyces victoriae (Svilv.) (A.H.S. Br. &amp; G. Sm., 1957)</i>	39	0.69	2	0.38	1	-	-
<i>Paecilomyces sp6</i>	93	0.69	2	0.76	2	-	-
<i>Papulaspora pannosa (Hotson 1912)</i>	40	0.69	2	1.52	4	0.85	3
<i>Penicillium miczynkii (K.M. Zaleski, 1927)</i>	41	0.69	2	1.14	3	1.41	5
<i>Penicillium aff. chrysogenum</i>	42	0.35	1	0.38	1	1.69	6
<i>Penicillium aff. citreonigrum</i>	43	0.35	1	-	-	0.85	3
<i>Penicillium aff. glabrum</i>	44	0.69	2	-	-	1.13	4
<i>Penicillium aff. Implicatum</i>	45	0.35	1	-	-	0.56	2

Especies	No	Parcela conservada		Parcela semiconservada		Parcela perturbada	
		Fr	Ab	Fr	Ab	Fr	Ab
<i>Penicillium aff. steckii</i>	46	0.35	1	-	-	0.56	2
<i>Penicillium aff. waksmanii</i>	47	1.73	5	2.65	7	0.85	3
<i>Penicillium camembertii</i> (Thom, 1910)	48	0.35	1	-	-	0.28	1
<i>Penicillium citrinum</i> (Thom, 1910)	49	2.77	8	4.17	11	2.54	9
<i>Penicillium corylophilum</i> (Dierckx, 1901)	50	0.35	1	-	-	0.28	1
<i>Penicillium decumbens</i> (Thom, 1910)	51	0.69	2	-	-	0.28	1
<i>Penicillium funiculosum</i> (Thom, 1910)	52	1.04	3	1.52	4	0.56	2
<i>Penicillium notatum</i> (Westling, 1911)	53	0.35	1	-	-	-	-
<i>Penicillium pinophilum</i> (Hedgc, 1910)	54	2.08	6	-	-	0.28	1
<i>Penicillium purpureogenum</i> (Stolk y Samson, 1972)	55	1.38	4	3.03	8	3.10	11
<i>Penicillium secc simplicia</i>	96	-	-	1.14	3	1.41	5
<i>Penicillium sp1</i>	56	0.35	1	-	-	0.28	1
<i>Penicillium sp10</i>	113	-	-	-	-	0.28	1
<i>Penicillium sp11</i>	112	-	-	-	-	0.28	1
<i>Penicillium sp12</i>	114	-	-	-	-	0.28	1
<i>Penicillium sp3</i>	97	-	-	0.38	1	-	-
<i>Penicillium sp4</i>	98	-	-	0.38	1	-	-
<i>Penicillium sp5</i>	99	-	-	0.38	1	-	-
<i>Penicillium sp6</i>	57	0.69	2	0.38	1	0.28	1
<i>Penicillium sp7</i>	58	0.35	1	-	-	0.28	1
<i>Penicillium sp8</i>	59	0.35	1	-	-	-	-
<i>Penicillium sp9</i>	115	-	-	-	-	0.28	1
<i>Penicillium spinulosum</i> (Thom, 1910)	60	1.38	4	1.14	3	0.56	2
<i>Penicillium sp2</i>	61	1.04	3	-	-	-	-
<i>Pestalotiopsis microspora</i> (Batista y Peres, 1966)	62	0.35	1	1.14	3	2.82	10

Especies	No	Parcela conservada		Parcela semiconservada		Parcela perturbada	
		Fr	Ab	Fr	Ab	Fr	Ab
<i>Phialophora</i>	63	1.73	5	1.89	5	0.56	2
<i>Phoma</i> sp 1	102	2.42	7	2.27	6	-	-
<i>Phoma</i> sp2	111	0.35	1	1.52	4	1.69	6
<i>Rhinocladium lignicola</i> (S. Hughes 1958)	64	1.73	5	0.38	1	0.28	1
<i>Rhizopus stolonifer</i> (Ehrenb.) (Vuill., 1902)	65	2.08	6	0.76	2	0.56	2
<i>Scedosporium prolificans</i> ((Hennebert & B.G. Desai) E. Guého & de Hoog, 1991)	66	0.69	2	0.38	1	1.13	4
<i>Sporobolomyces roseus</i> (Kluyver & C.B. Niel, 1924)	67	3.81	11	4.17	11	1.13	6
<i>Trichocladium alopallonellum</i> (Meyers y R.T. Moore) (Kohlm. Y Volk, 1995)	68	0.69	2	-	-	-	-
<i>Trichocladium</i> sp	100	-	-	0.38	1	0.28	1
<i>Trichoderma asperellum</i> (Samuels, Lieckf. & Nirenberg, 1999)	69	2.08	6	1.89	5	3.94	14
<i>Trichoderma atroviride</i> (Bissett, 1984)	70	1.73	5	1.89	5	3.10	11
<i>Trichoderma aureoviride</i> (Rifai, 1969)	71	2.42	7	1.52	4	3.10	11
<i>Trichoderma citrinoviride</i> (Bissett, 1984)	72	1.73	5	0.38	1	1.13	4
<i>Trichoderma harzianum</i> (Rifai, 1969)	73	1.38	4	0.38	1	1.41	5
<i>Trichoderma koningii</i> (Oudem, 1902)	74	0.69	2	1.14	3	2.54	9
<i>Trichoderma koningiopsis</i> (Samuels, C. Suárez & H.C. Evans, 2006)	75	1.38	4	2.65	7	2.25	8
<i>Trichoderma longibrachiatum</i> (Rifai, 1969)	76	1.38	4	1.14	3	1.69	6
<i>Trichoderma parceramosus</i> (Bissett, 1992)	77	2.08	6	0.76	2	2.54	9
<i>Trichoderma piluliferum</i> (J. Webster y Rifai 1969)	78	2.77	8	1.89	5	2.54	9
<i>Trichoderma vinosum</i> (Samuels, 2006)	79	1.38	4	1.89	5	0.85	3
<i>Trichoderma virens</i> (J.H. Mill., Giddens & A.A. Foster, Arx, 1987)	80	1.73	5	0.76	2	1.13	4
<i>Trichoderma viride</i> (Schumach, 1803)	81	1.38	4	2.27	6	2.25	8
<i>Verticillium epiphytum</i> (Hansf, 1943)	82	1.04	3	0.76	2	1.13	4
<i>Verticillium lamellicola</i> ((F.E.V. Sm.) W. Gams 1971)	83	0.35	1	-	-	2.25	8

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.  
México.