



El Colegio de la Frontera Sur

Efectos del manejo forestal sobre la comunidad de macromicetos ectomicorrízicos en bosques tropicales de montaña en Chiapas, México

Tesis
presentada como requisito parcial para optar al grado de
Doctor en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable
Con orientación en Conservación de la Biodiversidad
Por

Ricardo Irving Pérez López

2021



El Colegio de la Frontera Sur

San Cristóbal de las Casas, Chiapas, 02 de junio de 2021

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de:

Ricardo Irving Pérez López

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada

Efectos del manejo forestal sobre la comunidad de macromicetos ectomicorrízicos en
bosques tropicales de montaña en Chiapas, México

para obtener el grado de **Doctor (a) en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable**

	Nombre	Firma
Director/a	<u>Dr. Mario González Espinosa</u>	
Asesor/a	<u>Dr. Neptalí Ramírez Marcial</u>	
Asesor/a	<u>Dra. Tarin Toledo Aceves</u>	
Asesor/a	<u>Dr. Jesús Pérez Moreno</u>	
Sinodal adicional	<u>Dr. Jorge Omar López Martínez</u>	
Sinodal adicional	<u>Dra. Susana Maza Villalobos Méndez</u>	
Sinodal suplente	<u>Dr. Alejandro Morón Ríos</u>	

DEDICATORIA

Dedicada al Dr. Marco Antonio Martínez Guerrero y a “Felipe” Martínez Madrigal, por ser los mejores amigos.

AGRADECIMIENTOS

Al Colegio de la Frontera Sur por permitir desarrollar este trabajo de investigación y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada (beca número 555290).

A la fundación Rufford (apoyo número 25259-1) por el financiamiento otorgado a una parte vital del estudio.

A mi director de tesis: el Dr. Mario González Espinosa por confiar en mi trabajo y ofrecerme siempre sus valiosos consejos.

A mis asesores: el Dr. Neptalí Ramírez Marcial, la Dra. Tarin Toledo Aceves y el Dr. Jesús Pérez Moreno por apoyarme en todo proceso y por conformar el mejor equipo de trabajo con el que he tenido la experiencia de colaborar.

Al mi grupo de sinodales: el Dr. Jorge Omar López Martínez, la Dra. Susana Maza Villalobos Méndez y el Dr. Alejandro Morón Ríos que amablemente realizaron el proceso de evaluación de esta tesis.

A Henry Castañeda Ocaña por el inmenso apoyo ofrecido en campo y a todas las personas, compañeros y amigos que me acompañaron a las salidas, y que hicieron del trabajo de campo una experiencia muy amena.

A los dueños de los predios forestales: Don Saraín y Don Zenteno, al Ing. Osman dueño del centro ecoturístico el Siempre Verde y al Ing. Rafa por su amabilidad y por todas las facilidades otorgadas para la realización del trabajo.

A mi pareja: Azucena por darme su apoyo incondicional y siempre alentarme a continuar con este proyecto.

A mi familia y amigos por compartir los tiempos de ocio, y a todas las personas cercanas que me acompañaron durante este proceso. A todos ¡muchas gracias!

ÍNDICE

Resumen general.....	1
CAPÍTULO I. Introducción	2
Objetivos e hipótesis	7
Métodos.....	8
Estructura de la tesis.....	13
CAPÍTULO II. Efectos del Método de Desarrollo Silvícola sobre la diversidad arbórea en bosques húmedos de montaña del norte de Chiapas, México	15
CAPÍTULO III. Forest management effects on the ectomycorrhizal macromycete community in tropical montane forests in Mexico	29
CAPÍTULO IV. Conclusiones generales	83
Literatura citada	85

Resumen general

Los hongos ectomicorrízicos (HEM) son fundamentales para el manejo sostenible de los bosques y su conservación. Sin embargo, prácticas de manejo forestal intensivas pueden tener efectos negativos en la diversidad de HEM a través de la afectación de la estructura forestal y su composición florística. Estas relaciones han sido poco estudiadas en ambientes tropicales. El presente estudio contribuye a identificar los impactos del aprovechamiento forestal intensivo en el bosque húmedo de montaña y sus efectos sobre la comunidad de HEM. Se realizó la evaluación de la diversidad de las comunidades arbórea y de HEM del bosque húmedo de montaña al norte de Chiapas, ante diferentes condiciones del bosque creadas por un ciclo de prácticas silvícolas con distinta intensidad de aprovechamiento ($\approx 20\%$ a $\approx 80\%$ de corta de árboles) comparadas con fragmentos poco intervenidos. Se registraron 24 especies arbóreas y 75 especies de HEM, los resultados indican una disminución de la diversidad de ambos componentes por efecto de las prácticas silvícolas de mayor intensidad ($\approx 80\%$ de corta). Se observó un proceso jerárquico con la cobertura del dosel como el factor más sensible a los efectos del aprovechamiento, determinando condiciones microclimáticas y del piso forestal que impactan la diversidad de especies arbóreas y repercuten en la diversidad de HEM. Condiciones de mayor madurez sucesional permiten el mantenimiento de comunidades más diversas para ambos componentes. Los métodos de aprovechamiento intensivos mantienen un núcleo de especies arbóreas y fúngicas recurrentes a lo largo de su ciclo, las cuales varían su dominancia en afinidad por condiciones sucesionales distintas. Sin embargo, otras especies pueden ver comprometido su establecimiento y preservación. El fomento de estas prácticas podría significar la reducción de una parte de la diversidad del bosque húmedo de montaña y una pérdida de atributos ecológicos relevantes para el funcionamiento de los sistemas forestales.

Palabras clave: Disturbio antropogénico, bosques tropicales, comunidades fúngicas, conservación, diversidad arbórea, manejo forestal.

CAPÍTULO I. Introducción

Sistemas forestales y hongos ectomicorrízicos

Los hongos son indicadores del estado de conservación de los sistemas forestales (Halme et al. 2017). Esto se debe principalmente a su participación en procesos ecológicos cruciales, tales como el mantenimiento de la biodiversidad edáfica y la continuidad de las redes tróficas a través de su interacción con distintas comunidades bióticas (Wardle 2002; Peay et al. 2008; Heilmann-Clausen et al. 2015). Este grupo de organismos incluye a los principales agentes de la descomposición de materia orgánica y elementos de difícil degradación, tales como los polímeros lignocelulósicos degradados principalmente por los Basidiomycetes (Boddy et al. 2007). Adicionalmente, los hongos ectomicorrízicos (HEM), establecen relaciones mutualistas con la comunidad de plantas al mismo tiempo que realizan gran parte del reciclamiento de nutrientes y el almacenamiento de carbono presente en los bosques (Fig. 1). Es por ello que, el mantenimiento o fomento de la diversidad de HEM en las áreas forestales promueve la resiliencia de los ecosistemas ante condiciones adversas, así como el estudio de sus funciones ecofisiológicas es considerado un elemento fundamental para el manejo sostenible de los bosques y su conservación (Courty et al. 2010).

Una gran parte de la comunidad de HEM presente en los bosques representa un valioso recurso forestal no maderable, debido a la generación de beneficios económicos, culturales y recreacionales para los grupos sociales involucrados en su aprovechamiento (Boa 2004; Martínez de Aragón et al. 2011; Schulp et al. 2014). A pesar de los evidentes beneficios económicos derivados del aprovechamiento de HEM en áreas forestales (Alexander et al. 2002; Pilz et al. 2003), el desconocimiento de las relaciones entre los sistemas de aprovechamiento maderable y sus efectos sobre la diversidad y productividad de las especies de HEM presentes en ellos, origina un reto dentro del desarrollo de programas de manejo forestal (Martínez de Aragón et al. 2007; Dahlberg et al. 2010). Al mismo tiempo, la mayoría de los estudios relacionados con el tema se enfocan en especies con un alto valor económico, dejando de lado el reconocimiento de gran parte de la diversidad de HEM, al igual que sus roles ecológicos dentro de los sistemas forestales. En este sentido, es importante considerar el impacto del manejo forestal sobre la diversidad de este grupo de organismos, así

como reconocer el papel de la conservación de las áreas forestales para la preservación de su diversidad (Heilmann-Clausen et al. 2016; Dvořák et al. 2017).

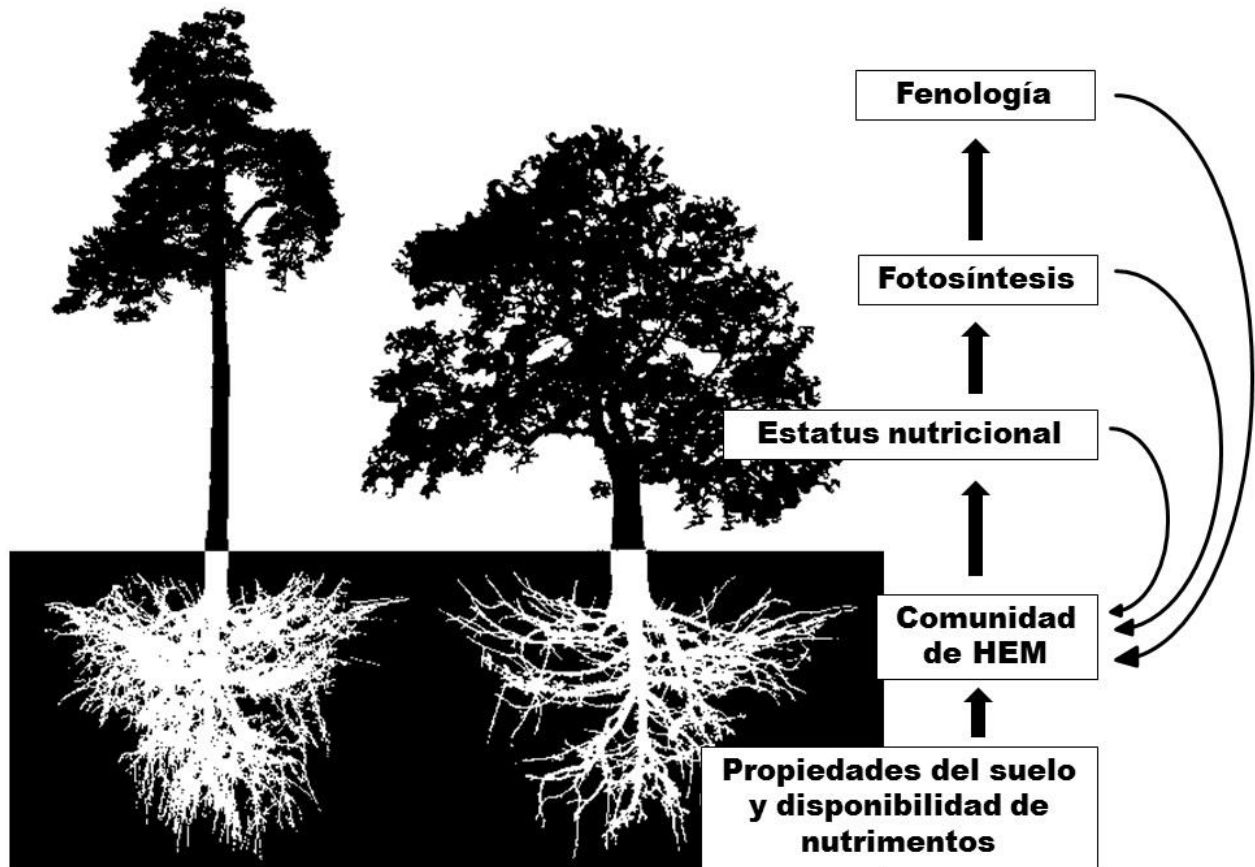


Figura 1. Principales funciones nutricionales y ecológicas de los hongos ectomicorrízicos (HEM) en sistemas forestales. La comunidad de HEM moviliza agua, minerales y nutrientes que determinan el estado nutricional del árbol (fósforo y contenido de nitrógeno en los tejidos de las raíces); esto a su vez controla la eficiencia fotosintética y el desarrollo saludable de los árboles (e.g., desarrollo de estructuras de almacenamiento de carbono). A su vez, estas características fisiológicas de los árboles (junto a propiedades físicas y químicas del suelo) promueven el mantenimiento de la comunidad de HEM dentro de los bosques, cerrando un ciclo de retroalimentación (modificado de Courty et al. 2010).

Diversidad de HEM en áreas forestales

Diversos factores ambientales y de carácter antropogénico afectan directa e indirectamente la diversidad y reproducción de una gran cantidad de especies fúngicas

dentro de los sistemas forestales (Packham et al. 2002; Martínez de Aragón et al. 2007; Büntgen et al. 2012; Karim et al. 2013). A este respecto, el estudio de rasgos funcionales de los hongos asociados a condiciones particulares de su entorno ha significado un considerable avance para el entendimiento de las respuestas ecológicas de la diversidad fúngica frente a los factores de alteración de su hábitat (Koide et al. 2011; Peay 2014; Aguilar-Trigueros et al. 2015; Andrew et al. 2016). Esto cobra una particular importancia en el estudio de la estructura de comunidades de HEM dada su estrecha relación con el componente forestal y su relevancia funcional dentro de los bosques (Smith y Read 2008; Courty et al. 2010). Las características de sus estructuras reproductivas y estrategias de dispersión han mostrado relaciones con los procesos de transformación de las condiciones del bosque (Jones et al. 2003; Koide et al. 2007; Rosinger et al. 2018; Rudawska et al. 2018). Algunos de los principales atributos en los sitios de aprovechamiento que han mostrado estar asociados tanto a la ocurrencia como a la diversidad de HEM son el área basal, la edad de los árboles y la cobertura del dosel (Bonet et al. 2004; Martínez-Peña et al. 2012; Tomao et al. 2017, 2020). Adicionalmente, la transformación del sitio puede llegar a afectar de forma indirecta características que definen en alto grado la estructura y composición de la comunidad de HEM, tales como las condiciones microclimáticas de temperatura y humedad del suelo (Erland y Taylor 2002; Castaño et al. 2018), la cobertura de herbáceas (Gao et al. 2015) y las propiedades físicas y químicas del mantillo (Conn y Dighton 2000; Aponte et al. 2010).

Aunque los diferentes principios de las prácticas silvícolas pueden generar efectos tanto promotores como limitantes de la diversidad, así como de la reproducción de las especies de la comunidad de HEM, se ha reconocido un patrón que involucra la reducción de la diversidad de HEM conforme las prácticas silvícolas incrementan su intensidad de aprovechamiento maderable (Tomao et al. 2017, 2020; Fig. 2). Al mismo tiempo las condiciones propias de los estados de mayor madurez sucesional de un bosque se han asociado a menudo con una mayor diversidad de HEM (Peter et al. 2013; Kyaschenko et al. 2017; Kranabetter et al. 2018). Particularmente, la cobertura del dosel se ha identificado como un factor clave en el mantenimiento de esta relación (Kranabetter et al. 2005; Twieg et al. 2007; Santos-Silva et al. 2011; Spake et al. 2016).

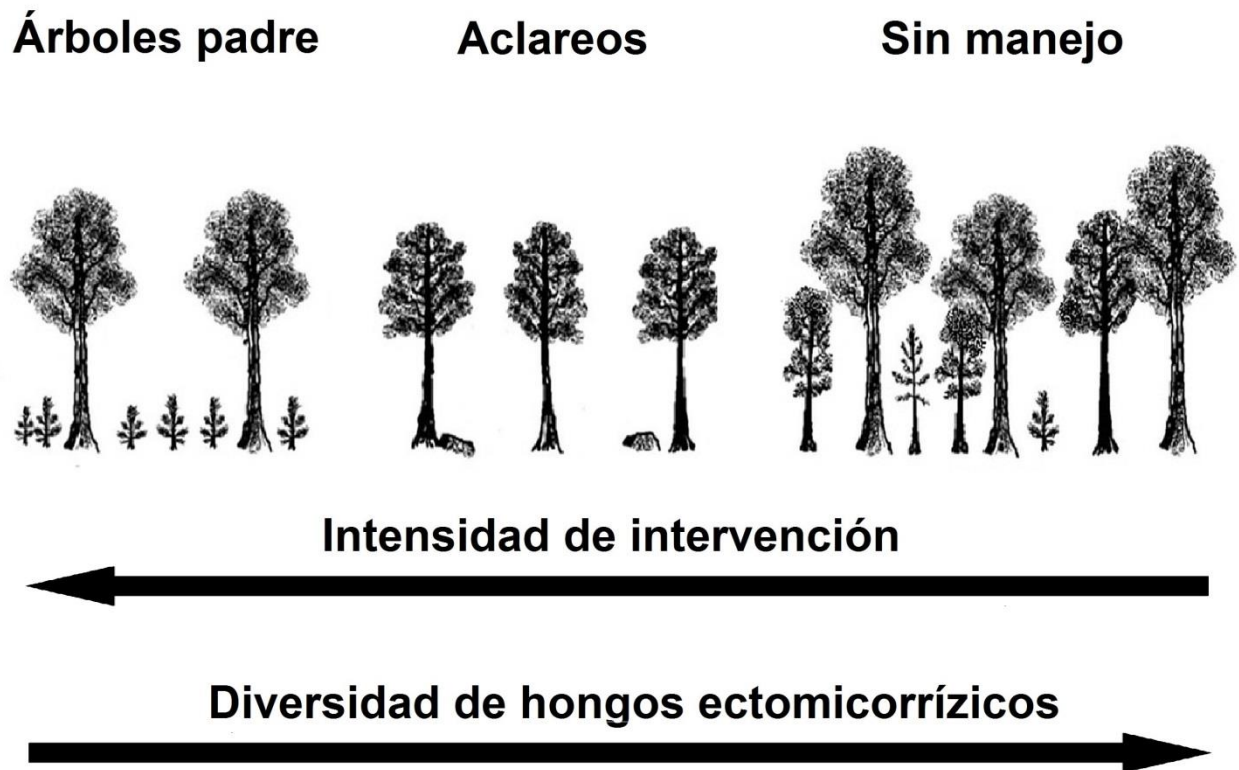


Figura 2. Relación entre la intensidad de intervención de diferentes prácticas silvícolas y la diversidad de hongos ectomicorrízicos (con base en Tomao et al. 2020).

El aprovechamiento forestal también afecta tanto la estructura como la composición arbórea presente en los sitios de aprovechamiento. Se sabe que, la composición arbórea es uno de los principales factores que determinan la diversidad de HEM, tanto a nivel local como a una escala macroecológica (Dickie 2007; Tedersoo et al. 2012; Gao et al. 2013; Spake et al. 2016). Es por ello que, paralelamente a evaluaciones relacionadas con los cambios de la estructura de comunidades de los HEM, por efecto de intervenciones forestales sobre las condiciones estructurales y microclimáticas del bosque, es también necesaria la realización de estudios sobre los cambios del componente florístico en los sitios de aprovechamiento (Twieg et al. 2007). Cabe mencionar que la mayoría de los avances en la investigación sobre estos temas, han sido realizados en ecosistemas de las regiones templadas del planeta, lo cual apunta a una especial atención necesaria en los ambientes tropicales, así como de los bosques mixtos de coníferas y latifoliadas (Ishida et al. 2007; Reverchon et al. 2012; Tomao et al. 2020).

Estado del conocimiento micológico en México y Chiapas

En México los bosques mixtos y los bosques de coníferas concentran la mayor parte de la diversidad conocida de HEM, al mismo tiempo que muchas de estas especies cuentan con un conocimiento muy detallado sobre su uso de manera tradicional (Villarreal y Pérez-Moreno 1989; Estrada-Martínez et al. 2009). Sin embargo, el conocimiento científico sobre la mayoría de las especies fúngicas en México ha presentado muy poco desarrollo, ya que se ha estimado la presencia de al menos 200,000 especies fúngicas para el país, de las cuales tan solo cerca de un 5 % han sido estudiadas (Aguirre-Acosta et al. 2014). Particularmente, el estado de Chiapas, comparado con otros estados, presenta un limitado conocimiento micológico, a pesar de que posiblemente forma parte de los estados con mayor diversidad fúngica en el país, con un aproximado de 49, 000 especies (Andrade-Gallegos y Sánchez-Vázquez 2005; Ruan-Soto et al. 2013). Adicionalmente la mayoría de los estudios fúngicos realizados en Chiapas se han concentrado en el área central del estado, por lo que aún existe una gran parte del territorio con escasa o nula información (Andrade-Gallegos y Sánchez-Vázquez 2005; Robles Porras et al. 2006; Ruan-Soto et al. 2013).

Cambios en el bosque húmedo de montaña y comunidad de HEM

Regiones como el bosque húmedo de montaña presente en las zonas altas del estado de Chiapas (*sensu* Villaseñor 2010), cuentan con una enorme riqueza arbórea (González-Espinosa y Ramírez-Marcial 2005, 2013), la cual posiblemente se asocia a su vez con una alta diversidad de HEM. Sin embargo, gran parte de la superficie forestal del estado ha sufrido una considerable reducción, debido principalmente a los cambios de uso de suelo y a la sobreexplotación de madera (Cayuela et al. 2006; González-Espinosa et al. 2009). Esta situación ha propiciado diversos problemas ecológicos tales como el empobrecimiento florístico y la transformación de los componentes arbóreos originales de los bosques (Ramírez-Marcial et al. 2001; Galindo- Jaimes et al. 2002; González-Espinosa y Ramírez-Marcial 2006).

La afectación de las áreas originales de bosque presentes en el estado podría a

la postre tener repercusiones en la pérdida de biodiversidad fúngica, gran parte de la cual permanece sin una estimación clara de su magnitud (Andrade-Gallegos y Sánchez-Vázquez 2005). Considerando lo apremiante de esta situación y dadas las estrechas relaciones ecológicas entre los HEM y el componente arbóreo, es necesario desarrollar estudios con una perspectiva más integral, que considere una evaluación de la transformación del bosque en el tiempo y los cambios ocurridos tanto a la diversidad florística como fúngica presente en la región. El presente estudio propone identificar el impacto de métodos de aprovechamiento forestal intensivos sobre la diversidad de las comunidades arbórea y fúngica, así como sus respuestas ecológicas ante el disturbio antropogénico dentro de una región importante de bosque húmedo de montaña en el estado de Chiapas.

Objetivos e hipótesis

Objetivo general

Describir y analizar cómo afecta el aprovechamiento forestal intensivo a la comunidad de HEM del bosque húmedo de montaña, a través de su relación con los cambios provocados a las condiciones del sitio y el impacto ocasionado al componente florístico.

Objetivos particulares

- Analizar el impacto que tienen algunas prácticas de manejo forestal con diferente intensidad de aprovechamiento maderable sobre la estructura y diversidad arbórea en un bosque húmedo de montaña, comparado con fragmentos de bosque sin manejo como referencia.
- Determinar cómo influyen las condiciones microclimáticas del sitio (temperatura y humedad), la cobertura del dosel, la cobertura de herbáceas y cobertura de mantillo sobre el suelo, la diversidad de especies arbóreas y su valor de importancia relativo, sobre la diversidad de especies de la comunidad de HEM.
- Analizar los cambios en la estructura y composición de especies de la comunidad de HEM ante procesos de alteración, regeneración y maduración de

un bosque húmedo de montaña, con base en las condiciones observadas en diferentes etapas de un ciclo de tratamientos silvícolas en comparación con las de un bosque sin manejo forestal.

Hipótesis

- Las prácticas de manejo forestal más intensivas dentro del sistema evaluado modifican la estructura del bosque húmedo de montaña y disminuyen su diversidad arbórea principalmente a través de los impactos ocasionados a la cobertura del dosel.
- La cobertura del dosel representa el factor de mayor relevancia en determinar la diversidad de especies de HEM, debido a su influencia sobre diversas condiciones microclimáticas y estructurales del bosque relacionadas con la diversidad de HEM.
- Las condiciones asociadas a una mayor madurez sucesional mantienen comunidades más diversas tanto de especies arbóreas como de especies de HEM, contrario a las prácticas silvícolas más intensivas las cuales reducen considerablemente la diversidad de ambos componentes.
- La composición y el arreglo de las especies dominantes de HEM en las diferentes condiciones evaluadas presentan rasgos particulares con relación a su afinidad por condiciones sucesionales distintas.

Métodos

Área de estudio

Los sitios de estudio se encuentran ubicados en la región fisiográfica Sierra de Chiapas y Guatemala, en la subprovincia fisiográfica Montañas del norte de Chiapas (Müllerried 1957), en el sur de México (Fig. 3a). El clima es semicálido templado, subhúmedo con lluvias en verano, con una lluvia media anual de 1,271 mm y una temperatura media anual de 21° C (García 2004); los tipos de suelos más frecuentes en la región corresponden a luvisoles y phaeozem (INEGI 2007). Las comunidades vegetales originales conformaban bosques húmedos de montaña con predominio de

Quercus spp., *Liquidambar styraciflua* y *Pinus* spp. (Breedlove 1981; Miranda 1998; Ramírez-Marcial et al. 2001; Villaseñor 2010). Las áreas de bosque con manejo forestal estudiadas pertenecen a los predios “San Martín” y “Santa Anita” (superficie total de 163 ha), al sur del municipio de Jitotol ($17^{\circ} 01' 45''$ y $17^{\circ} 03' 10''$ N; $92^{\circ} 52' 10''$ y $92^{\circ} 51' 12''$ W, altitud promedio de 1,700 m). Las áreas de bosque sin manejo forestal se delimitaron dentro del centro ecoturístico “El Siempre Verde” (superficie total de 24 ha), ubicado a 10-12 km al norte de los predios antes mencionados, entre los municipios de Jitotol y Pueblo Nuevo Solistahuacán ($17^{\circ} 08' 42''$ y $17^{\circ} 08' 52''$ N; $92^{\circ} 53' 27''$ y $92^{\circ} 53' 00''$ W, altitud promedio de 1,780 m; Fig. 3b).

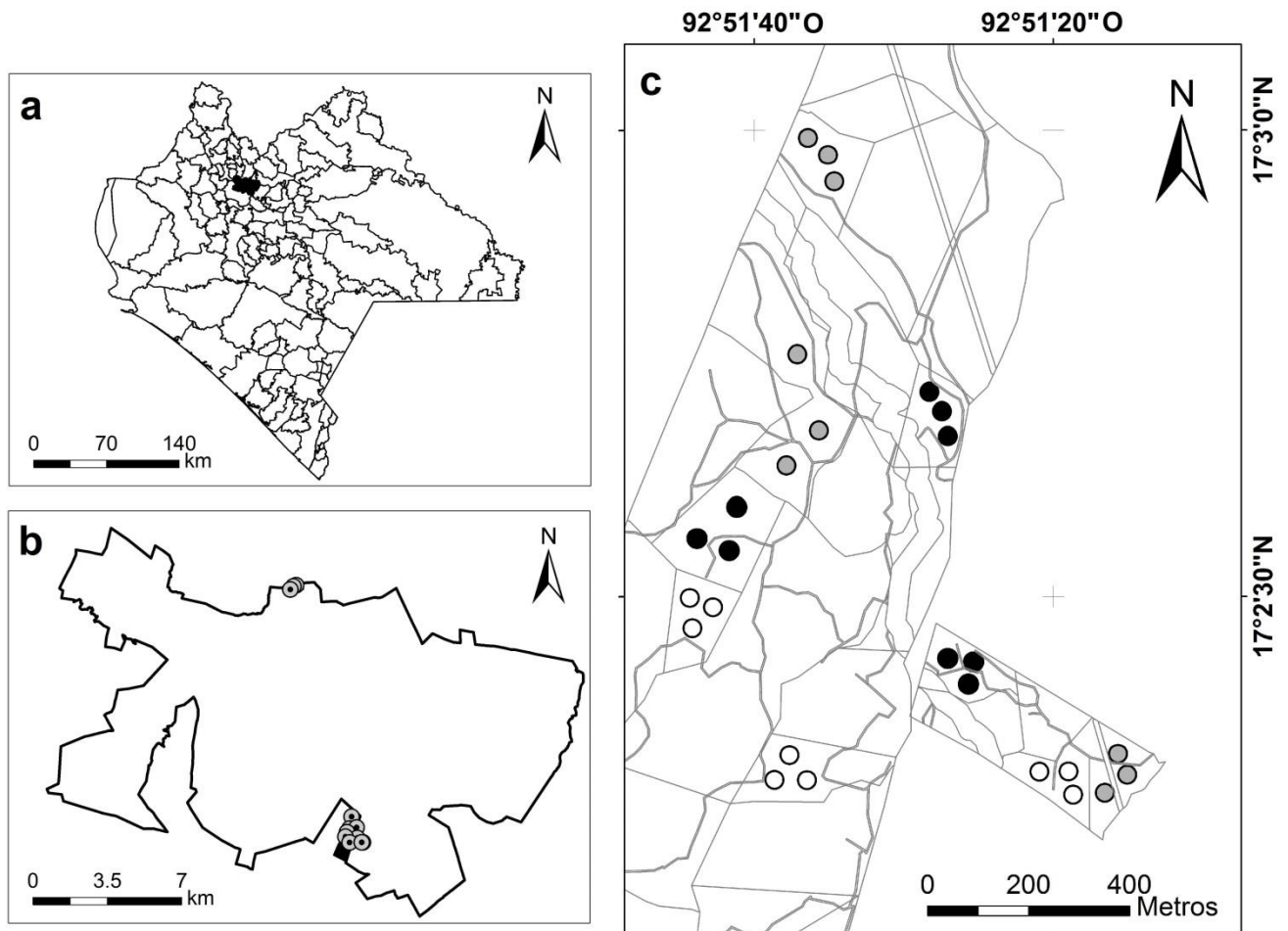


Figura 3. a: Ubicación del área de estudio, municipio de Jitotol, Chiapas, México, con el área de estudio remarcada en negro; b: Polígono municipal de Jitotol con los rodales del bosque sin manejo ubicados en la parte norte del municipio, los rodales del bosque con manejo se encuentran ubicados en la parte sur del municipio; c: predios forestales “San Martín” y “Santa Anita”, y distribución de las parcelas de muestreo sobre distintos rodales en diferentes etapas de un ciclo de tratamientos silvícolas bajo el Método de Desarrollo Silvícola: liberación (gris), aclareos (negro) y regeneración (blanco).

Método de aprovechamiento

Las áreas bajo manejo forestal están sujetas a un método de aprovechamiento intensivo que promueve masas forestales coetáneas conocido como “Método de Desarrollo Silvícola” (MDS), el cual incluye ciclos de tratamientos silvícolas a intervalos de alrededor de 8 años dentro de la misma rotación, con una duración de alrededor de 40 a 45 años (Fig. 4).

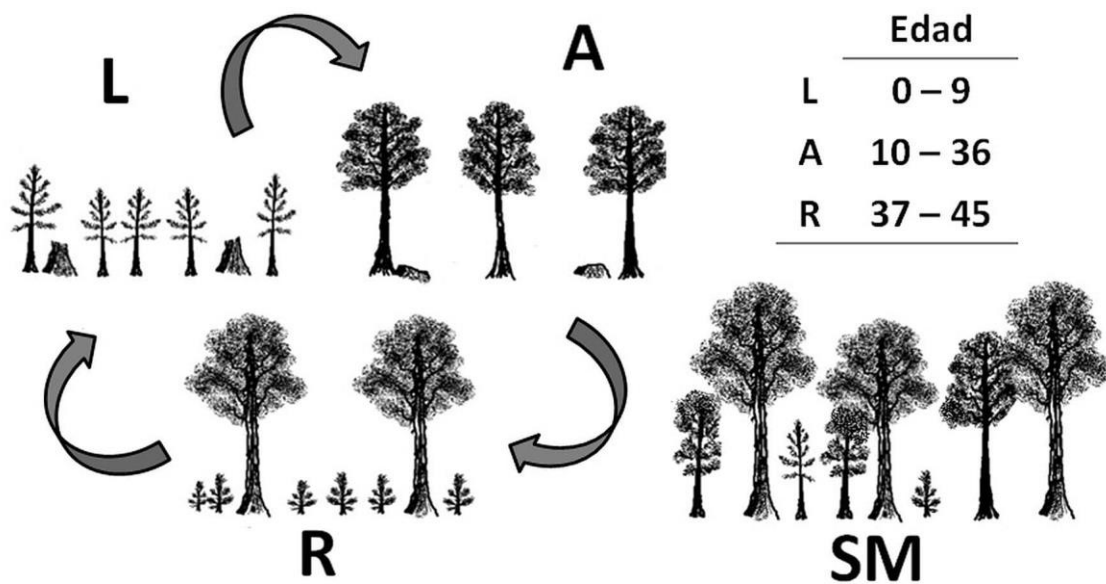


Figura 4. Ciclo de tratamientos silvícolas con intervalos de edad del bosque recomendada para su aplicación a lo largo de un turno de 40-45 años bajo el Método de Desarrollo Silvícola, y de un fragmento de bosque sin manejo. Los rangos de edad señalan la duración del tratamiento aplicado al inicio del periodo. Corta de liberación (L): remoción del estrato adulto para fomentar el desarrollo del renuevo coetáneo de *Pinus* spp.; aclareos (A): cortas parciales, efectuadas para favorecer la mejor conformación de los individuos aprovechables; regeneración (R): remoción de la mayor parte del estrato adulto después de la producción de semilla para la regeneración espontánea de una cohorte coetánea de *Pinus* spp.; bosque sin manejo forestal (SM) con más de 40 años sin manejo.

El ciclo inicia con la corta de “liberación”, que consiste en la corta de todos los individuos adultos que permanecieron desde la rotación previa, esto para promover el desarrollo de una masa de árboles jóvenes de *Pinus* spp. (*Pinus tecunumanii* F.Schwerdtf. ex Eguluz & J.P.Perry, *Pinus maximinoi* H.E.Moore y *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl.) de la misma edad; posteriormente se realizan tres cortas consecutivas de “aclareos” que implican cortas selectivas ($\approx 20\%$) de individuos adultos con bajos atributos maderables dejando en el rodal los árboles mejor formados; por último, se realiza la corta de “regeneración”, práctica de favorecimiento de “árboles padre”, que implica la corta de la mayor parte del estrato arbóreo adulto ($\approx 80\%$), y en la cual los árboles en pie son mantenidos para la producción de semillas para promover la regeneración de una nueva cohorte de *Pinus* spp. Por otra parte, los fragmentos de bosque sin manejo corresponden a un área de bosque que ha permanecido sin algún tipo de aprovechamiento por al menos 40 años. Las diferentes etapas del ciclo de aprovechamiento fueron consideradas a manera de cronosecuencia.

Inventario florístico y condiciones del bosque

En cada condición del bosque se usaron como repeticiones tres rodales de la misma edad; para el caso del tratamiento de aclareos, que está dividido en tres intervenciones, se consideraron solamente rodales de la segunda intervención. Dentro de cada rodal se establecieron tres parcelas circulares de $1,000\text{ m}^2$ (Fig. 5) para registrar la riqueza de especies arbóreas y su valor de importancia relativa (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974), mismo que se dividió en especies de *Pinus* y especies de latifoliadas, calculado con base en la densidad (ind ha^{-1}) y el área basal ($\text{m}^2\text{ ha}^{-1}$) de individuos jóvenes y adultos (diámetro normal, $\text{DN} \geq 10\text{ cm}$ y altura $\geq 1.5\text{ m}$). Adicionalmente, en cada parcela se delimitó una parcela concéntrica de 400 m^2 en la que se evaluaron todos los individuos con $5.0 \leq \text{DN} < 10.0\text{ cm}$ y altura $\geq 1.5\text{ m}$ al meristemo apical. Las parcelas se ubicaron a un mínimo de 20 m de distancia entre sí y a un mínimo de 20 m del borde del rodal. Los individuos fueron identificados a través del cotejo de recolecciones botánicas con especímenes depositados en el herbario

ECO-SC-H de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

Dentro de cada parcela se evaluó la cobertura del dosel con cuatro fotografías hemisféricas con un lente *fish-eye* OptekaTM montado en una cámara digital Nikon[®] modelo D-5200, con el objetivo dirigido al cenit y tomadas a 5 m del centro de cada parcela sobre los cuatro puntos cardinales. Las imágenes se procesaron con el programa CanEye V6.49 (Weiss y Baret 2017). Se registró el porcentaje de cobertura de mantillo y la cobertura de herbáceas sobre el suelo en cada parcela mediante cuatro fotografías tomadas a un metro de altura sobre cuadros de 1 m², ubicados en los cuatro puntos cardinales de cada parcela y a 5 m del centro; las imágenes fueron procesadas con el programa SamplePoint (Booth et al. 2006).

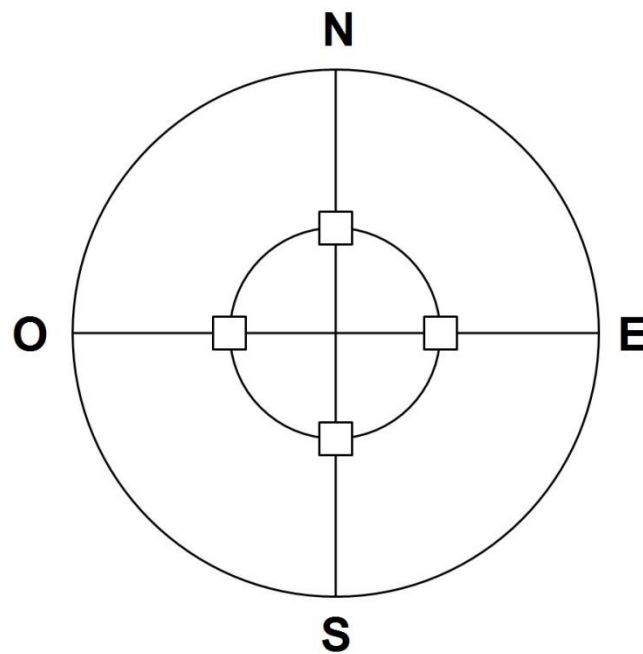


Figura 5. Diseño de parcelas para el muestreo de inventario florístico y fúngico, el círculo externo representa los límites de las parcelas de 1,000 m², el círculo interno representa los límites de las subparcelas de 400 m². Los cuadros a cada extremo de la parcela interna con dirección a los cuatro puntos cardinales, representan la ubicación de los puntos para el muestreo de cobertura de mantillo, cobertura de herbáceas y cobertura del dosel.

Se registró la temperatura y humedad relativa del interior del bosque con 12 sensores (modelo DT171 Tipo USB, Temp/RH Data LoggerTM), colocados a una altura de 1.8 m en el centro de cada rodal (tres sensores por cada condición). Los datos de temperatura y humedad relativa se registraron cada 10 min a lo largo de 14 meses (marzo de 2019 a mayo de 2020). Los rodales y parcelas de las áreas con manejo forestal fueron ubicados con el apoyo de mapas previamente generados para los predios y la utilización del programa ArcMap 10.2 (ESRI 2013) (Fig. 3c).

Inventario fúngico

Con base en la observación de individuos y la recolección de cuerpos fructíferos (esporomas) se registró el número total de macromicetos presentes dentro de cada una de las 36 parcelas de muestreo establecidas. Los registros se realizaron cada dos semanas durante el periodo de lluvias de junio a octubre de 2018 y 2019 (debido a la emergencia sanitaria por el SARS-CoV-2 no fue posible realizar el inventario correspondiente a 2020). La identificación taxonómica de los especímenes se efectuó mediante una caracterización macro y micromorfológica, mediante claves de identificación especializadas (Kuo 2013) y estudios realizados en la región (Chanona-Gómez et al. 2007, 2019; Kong et al. 2018). El estatus de hongos ectomicorrízicos se basó en Comandini et al. (2012), y la nomenclatura utilizada tomó como referencia al *Index Fungorum* (2020).

Estructura de la tesis

La tesis presentada es del tipo no monográfica y se encuentra estructurada en cuatro capítulos. El primer capítulo tiene un carácter introductorio y plantea la importancia del desarrollo de conocimiento ecológico sobre los HEM en los sistemas forestales, así como el estado de conocimiento micológico presente en Chiapas y la problemática de cara a la transformación de su hábitat, seguido de la justificación del presente estudio. Se plantean los objetivos e hipótesis generales del trabajo, la descripción del sitio de estudio, el sistema evaluado y generalidades sobre los métodos utilizados. El segundo capítulo sienta las bases del trabajo, evaluando la primera

hipótesis relacionada con la afectación del componente arbóreo del bosque húmedo de montaña por parte de un sistema que incluye ciclos de prácticas silvícolas con diferente intensidad de aprovechamiento. Se describe en detalle el sistema de manejo forestal evaluado y se presenta la caracterización florística para el reconocimiento del impacto de las prácticas silvícolas intensivas sobre la diversidad arbórea. El tercer capítulo constituye el planteamiento principal de la tesis, abordando las restantes hipótesis del trabajo. Se evalúa la influencia de las condiciones microclimáticas y estructurales del bosque, al igual que la relación del componente arbóreo sobre la diversidad de HEM. Se considera la transformación de estas características en el tiempo a través de un proceso de maduración sucesional y sus relaciones sobre la estructura y composición de especies de HEM, así como sus implicaciones sobre el estado de conservación de la biodiversidad del bosque húmedo de montaña. En el cuarto capítulo se exponen de manera integral las conclusiones generales de la tesis a partir de los principales resultados y conclusiones obtenidos del segundo y tercer capítulo, seguido de la bibliografía utilizada en el capítulo introductorio. El segundo y tercer capítulo corresponden al escrito publicado y al escrito sometido para publicación en revistas indizadas, mismos que son presentados con formatos independientes dentro del texto.

**CAPÍTULO II. Efectos del Método de Desarrollo Silvícola sobre la diversidad
arbórea en bosques húmedos de montaña del norte de Chiapas, México**

Artículo publicado en:

Revista Mexicana de Biodiversidad 91 (2020): e913326

<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3326>

Conservación

Efectos del “Método de Desarrollo Silvícola” sobre la diversidad arbórea en bosques húmedos de montaña del norte de Chiapas, México

Effects of the “Silvicultural Development Method” on tree diversity in humid mountain forests of northern Chiapas, Mexico

Ricardo Irving Pérez-López ^a, Mario González-Espinosa ^{a, *},
Neptalí Ramírez-Marcial ^a y Tarin Toledo-Aceves ^b

^a Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, Barrio de María Auxiliadora, 29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México

^b Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A.C., Carretera antigua a Coatepec 351, El Haya, 91073 Xalapa, Veracruz, México

*Autor para correspondencia: mgonzale@ecosur.mx (M. González-Espinosa)

Recibido: 11 diciembre 2019; aceptado: 22 mayo 2020

Resumen

Se evalúan los efectos del “Método de Desarrollo Silvícola” (MDS) sobre la importancia relativa de especies arbóreas (VIR), la cobertura del dosel, la diversidad y la composición arbórea a lo largo de un ciclo de tratamientos silvícolas vs. un bosque sin manejo (SM) en fragmentos de bosques húmedos de montaña del norte de Chiapas, México. Se encontraron diferencias en el VIR y diversidad arbórea entre SM y la etapa final del ciclo del MDS y su reinicio ($p < 0.05$), sin diferencias con la etapa intermedia. La composición de especies y la cobertura del dosel fueron distintas entre el SM y el bosque manejado en sus distintas etapas. Se discute un proceso de reestructuración del bosque y el impacto de la reducción en la cobertura del dosel ($> 50\%$) en los rodales bajo el MDS sobre este proceso. La aplicación del MDS puede mantener una parte sustancial de la estructura de la comunidad arbórea encontrada en fragmentos de bosque poco intervenidos; sin embargo, probablemente compromete también una parte sustancial de su composición florística original. Esto requiere ser evaluado en la amplia aplicación del MDS de cara al estado de conservación regional de la alta diversidad arbórea de los bosques húmedos de montaña.

Palabras clave: Biodiversidad; Bosques tropicales; Conservación; Cronosecuencia; Silvicultura

Abstract

The effects of the “Silvicultural Development Method” (MDS) on the relative importance of tree species (RIV), canopy cover, tree diversity and composition along a cycle of silvicultural treatments were evaluated and compared with unmanaged stands (SM) of montane humid forests of northern Chiapas, Mexico. Tree diversity and RIV were different among the SM and the final and initial stages of the MDS ($p < 0.05$), with no difference with the intermediate stage of the latter. Tree species composition and canopy cover differed between the SM and all stages of the MDS

cycle. The forest structuring process through ecological succession and its impact by a reduced canopy cover (> 50%) are discussed. Implementing the MDS may maintain a substantial part of the tree assemblage structure as it can be found in slightly disturbed stands; yet it probably compromises the maintenance of a substantial part of the original floristic composition. These issues should be considered with regard to the wide use of the MDS in the face of the regional conservation of the high tree diversity of the montane humid forest.

Keywords: Biodiversity; Tropical forests; Conservation; Chronosequence; Silviculture

Introducción

Uno de los mayores retos de las ciencias relacionadas con la sustentabilidad es cómo conciliar los intereses del desarrollo y el bienestar económico con otros intereses ambientales, sociales y culturales (Díaz et al., 2018). Diversos enfoques han abordado este dilema con la propuesta de nuevos paradigmas más incluyentes que consideran la importancia de la biodiversidad como un factor fundamental en el mantenimiento de los sistemas de aprovechamiento (Díaz et al., 2018; Kremen y Merenlender, 2018; Ortega-Álvarez et al., 2018; Sayer et al., 2013).

Las prácticas de aprovechamiento maderable, sobre todo en regiones tropicales con alta biodiversidad, han implicado en diversos momentos de su ejecución la posibilidad de afectar el funcionamiento de procesos ecológicos, principalmente reflejados en un empobrecimiento de la diversidad original de los bosques (Bawa y Seidler, 1998; Whitmore y Sayer, 1992). Sin embargo, las características particulares fundamentales de cada método de aprovechamiento forestal deben ser consideradas al evaluar su impacto real sobre la diversidad (Chaudhary et al., 2016), con la posibilidad de distintas respuestas de procesos ecológicos que involucran a diversos componentes vegetales, en algunos casos con pequeños efectos (Costa y Magnusson, 2002; Parrotta et al., 2002), o incluso con incremento de la diversidad en áreas aprovechadas (Battles et al., 2001; Thysell y Carey, 2000; Torras y Saura, 2008).

El manejo forestal para la producción de madera bajo un marco de sustentabilidad ecosistémica ha adquirido una gran importancia a nivel mundial dadas sus implicaciones económicas, ecológicas y sociales, sobre todo en bosques diversos, en donde los efectos del manejo forestal cobran mayor relevancia por los riesgos de la pérdida de especies (Bakuzis, 1969; Fredericksen y Putz, 2003; Perry, 1994; Siry et al., 2005; von Gadow et al., 2012).

Chiapas es un estado del sureste de México con una gran riqueza de especies arbóreas, estimándose para el estado poco más de 1,500 taxones (González-Espinosa y Ramírez-Marcial, 2005, 2013). Las regiones más húmedas y altas del estado incluyen vegetación que corresponde

a variantes del bosque húmedo de montaña (Villaseñor, 2010). Sin embargo, en el último medio siglo estos bosques han sufrido una reducción de casi la mitad de su superficie, debido principalmente a cambios de uso del suelo con tasas muy altas de deforestación, que han sido calculadas entre 1.3 y 4.8% anualmente (Cayuela et al., 2006; González-Espinosa et al., 2009). Los bosques remanentes presentan de manera general algún grado de degradación, evidenciado principalmente en un empobrecimiento florístico y una modificación en la estructura de sus componentes arbóreos originales (Galindo-Jaimes et al., 2002; González-Espinosa y Ramírez-Marcial, 2006; Ramírez-Marcial et al., 2001).

El método principal de manejo para la producción de madera utilizado en la región Montañas del norte de Chiapas, es el “Método de Desarrollo Silvícola” (MDS), utilizado en México desde principios de 1970 como una alternativa del Método Mexicano de Ordenación de Montes (López-Hernández et al., 2017; Sánchez-Velásquez y Pineda-López, 1993). El MDS es un sistema de manejo de alta intensidad por las características de ejecución de los distintos tratamientos silvícolas que lo constituyen; el objetivo es la extracción máxima del potencial productivo del sitio bajo aprovechamiento a través de la remoción de la cobertura total de una unidad completa de bosque. Después del corte, en el sitio abierto se presenta la regeneración natural de una cohorte de las especies aprovechables, de tal forma que al final del turno se mantiene un bosque predominantemente coetáneo (Castelán-Lorenzo y Arteaga-Martínez, 2009; Pérez-Rodríguez et al., 2013; Sánchez-Velásquez y Pineda-López, 1993). A pesar de la importancia del valor de la diversidad dentro de los sistemas de manejo forestal, son poco conocidos los efectos sobre muchos elementos de la composición arbórea por la aplicación de prácticas que fomentan la producción de madera y disminuyen la competencia en favor del establecimiento de especies deseables (Solís-Moreno et al., 2006; Hernández et al., 2019). La aplicación del MDS en grandes extensiones con bosques originales de alta biodiversidad requiere de evaluaciones detalladas en cuanto a su impacto a largo plazo, bajo una perspectiva de la transformación de estos sistemas en la escala local y sus consecuencias sobre la integridad biológica de los paisajes forestales regionales.

Este trabajo analiza las principales características estructurales de la comunidad de especies arbóreas modificadas por el aprovechamiento maderable a lo largo de distintas etapas reconocidas bajo el MDS. En una región de alta diversidad florística en el estado de Chiapas se comparan las comunidades promovidas por el MDS con fragmentos o rodales de bosques aledaños sin manejo forestal y relativamente poco intervenidos en décadas recientes. El análisis de los cambios en la estructura y composición arbórea a lo largo de la aplicación del MDS brinda un marco indispensable para evaluar el impacto local y las implicaciones regionales de este sistema de aprovechamiento forestal sobre la diversidad del bosque húmedo de montaña.

Materiales y métodos

El área de estudio se incluye en la región fisiográfica Sierra de Chiapas y Guatemala, en la subprovincia fisiográfica Sierra del norte de Chiapas o Montañas del norte de Chiapas (Müllerried, 1957). La región tiene un clima semicálido húmedo con tendencia hacia templado, (A)Cm(w) y una altitud promedio de 1,800 m (García, 2004; INAFED, 2010). Las comunidades vegetales originales más extendidas corresponden a bosques mixtos con predominio de especies de *Pinus* y *Quercus*, así como *Liquidambar styraciflua* (Breedlove, 1981; Miranda, 1952; Ramírez-Marcial et al., 2001).

El trabajo se desarrolló en el municipio de Jitotol, Chiapas, México (fig. 1a). La superficie total del área para el bosque bajo manejo forestal mediante el MDS es de 163 ha, que incluye los predios forestales “San Martín” y “Santa Anita”, ubicados al sur del municipio (17°01'45" - 17°03'10" N, 92°52'10" - 92°51'12" O), con una altitud promedio de 1,700 m, encontrándose bajo este sistema de aprovechamiento desde 1996. El área representativa de un bosque sin manejo (SM) se encuentra dentro del centro ecoturístico “El Siempre Verde”, ubicado a 10-12 km en línea recta dirección norte desde los predios bajo manejo forestal, entre las coordenadas 17°08'42" y 17°08'52" N, 92°53'27" y 92°53'00" O, con una superficie de 24 ha y una altitud promedio de 1,780 m; estos bosques no han estado bajo algún sistema de manejo desde hace más de 40 años, aunque ha habido extracción esporádica de algunos individuos para la elaboración de inmuebles (Ing. José Rafael Ramos Moreno, com. pers.). Las condiciones climáticas y edáficas entre las áreas norte y sur del municipio son relativamente similares y en el pasado mantuvieron bosques similares en su estructura y composición (Breedlove, 1981; Ramírez-Marcial et al., 2001).

Los tratamientos del MDS aplicado en el área de estudio se definen a partir de turnos de alrededor de 40-

45 años, con 5 tratamientos silvícolas aplicados cada 8 años (fig. 2), según información obtenida del plan de manejo elaborado para los predios antes mencionados. Los rodales en diferentes etapas de aplicación del método definidos como liberación (L), aclareos (A) y regeneración (R) fueron considerados, bajo una perspectiva de cronosecuencia sucesional, como etapas de desarrollo que se pueden observar a través del tiempo a lo largo del ciclo de intervenciones (González-Espinosa et al., 2006; Pastur et al., 2002; Walker et al., 2010).

Para cada condición del bosque (L, A, R y SM; fig. 2), se localizaron 3 rodales de la misma edad como repeticiones distribuidas en el área de estudio, 3 para el bosque sin manejo (SM) y 3 para cada tratamiento silvícola dentro del MDS (L, A, R) (fig. 1b, c); para el caso del tratamiento de aclareos (A), que está dividido en 3 intervenciones, se consideraron solamente rodales de la segunda intervención. En cada repetición se establecieron 3 parcelas circulares de 1,000 m² para evaluar el inventario florístico del componente arbóreo (Ramírez-Marcial et al., 2001), ubicadas en áreas homogéneas a un mínimo de 20 m de distancia entre sí, así como a un mínimo de 20 m de los bordes de rodales de otros tratamientos silvícolas. Los rodales y las parcelas del bosque manejado fueron ubicadas mediante mapas previamente generados para los predios en el programa ArcMap 10.2 (ESRI, 2013) (fig. 1c). En total se obtuvieron inventarios de 1,000 m² en 36 parcelas de muestreo (submuestras dentro de las repeticiones; Steel y Torrie, 1980). En cada parcela de muestreo se registraron las características estructurales del bosque, que incluyen la densidad (número de individuos de cada especie por hectárea) y la dominancia (área basal por especie, m²ha⁻¹) de árboles jóvenes y adultos, así como la cobertura del dosel. Se midió el diámetro normal (DN) a una altura (H) de 1.5 m, para cada individuo con DN ≥ 10.0 cm; en cada parcela se incluyó una parcela concéntrica de 400 m² en la que se evaluaron todos los individuos con 5.0 < DN < 10.0 cm y H ≥ 1.5 m al meristemo apical. Se calculó la cobertura del dosel basado en la fracción de cobertura de la vegetación y su representación gráfica mediante la fracción de apertura del dosel obtenidos con el programa CanEye V6.49 (Weiss y Baret, 2017), a partir del análisis de 4 fotografías hemisféricas tomadas con una lente “ojo de pescado” (OptekaTM, 0.20x) montada a una cámara digital (Nikon[®] modelo D-5200) con el objetivo dirigido al cenit sobre los distintos puntos cardinales respecto al centro de cada parcela de 1,000 m². Los individuos fueron identificados a través del cotejo de recolecciones botánicas con especímenes depositados en el herbario ECO-SC-H de El Colegio de la Frontera

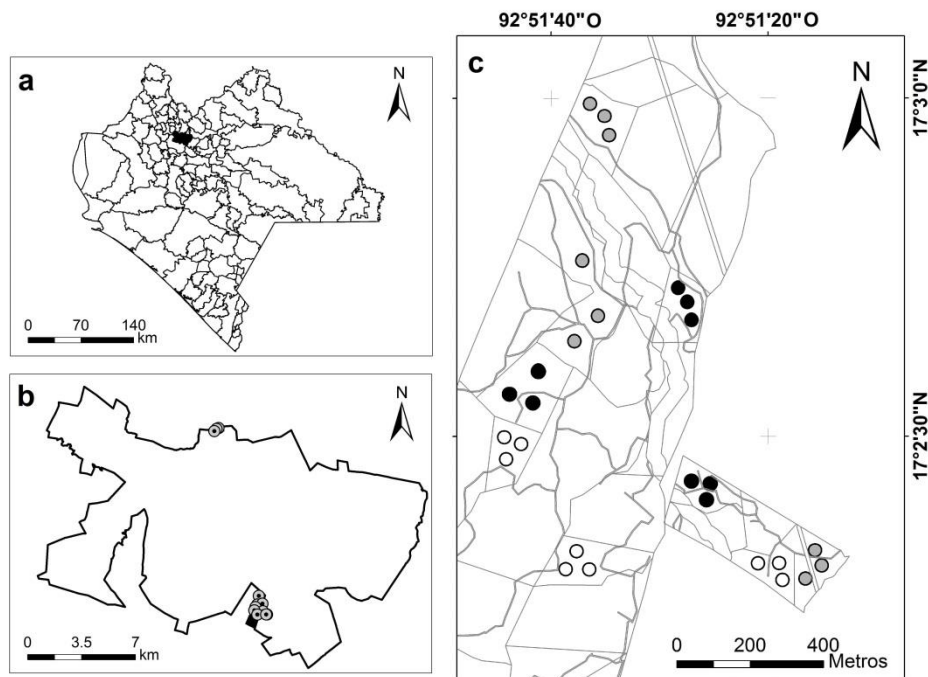


Figura 1. a) Estado de Chiapas, con el municipio de Jitotul remarcado en negro; b) polígono municipal de Jitotul con los rodales del bosque sin manejo ubicados en la parte norte del municipio y los rodales del bosque con manejo ubicados en la parte sur; c) predios forestales “San Martín” y “Santa Anita”, y distribución de las parcelas de muestreo sobre distintos rodales en diferentes etapas de un ciclo de tratamientos silvícolas bajo el “Método de Desarrollo Silvícola”: liberación (gris), aclareos (negro) y regeneración (blanco).

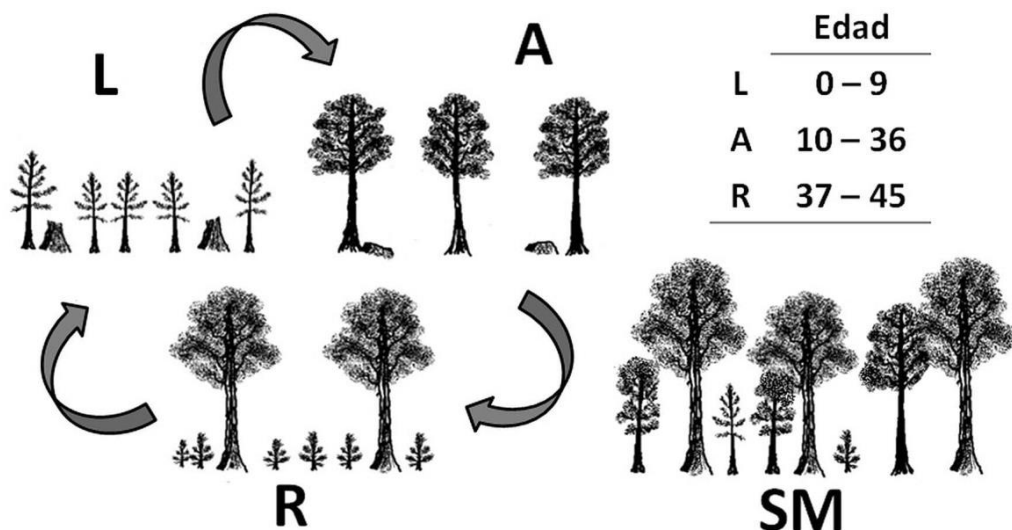


Figura 2. Estructura esquemática del ciclo de tratamientos silvícolas con intervalos de edad del bosque recomendada para su aplicación a lo largo de un turno de 40-45 años bajo el “Método de Desarrollo Silvícola” y de un bosque sin manejo en las montañas del norte de Chiapas. Los rangos de edad señalan la duración del efecto del tratamiento aplicado al inicio del periodo. Corta de liberación (L): remoción del estrato adulto para fomentar el desarrollo del renuevo coetáneo de *Pinus* spp.; aclareos (A): cortas parciales divididas en 3 etapas, efectuadas para favorecer la mejor conformación de los individuos aprovechables; regeneración (R): remoción de la mayor parte del estrato adulto después de la producción de semilla para la regeneración espontánea de una cohorte coetánea de *Pinus* spp., las especies de interés comercial; bosque sin manejo forestal (SM) con más de 40 años sin manejo.

Sur (ECOSUR), en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

Se calculó el valor de importancia relativa (VIR) con la densidad y la dominancia relativas (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974), mismo que fue separado para *Pinus* spp. (VIR-P) y especies de latifoliadas (VIR-L). Se realizaron análisis de la diversidad con base en los números de Hill (0D) como son la riqueza efectiva de especies (0D), el número de especies típicas (1D) calculado a partir del exponencial del índice de entropía de Shannon y el número de especies dominantes (2D) mediante el inverso del índice de concentración de Simpson (Chao et al., 2014). La información fue analizada mediante el programa R, con los paquetes Vegan y BiodiversityR (Oksanen et al., 2017; R Development Core Team, 2008). Para evaluar la variación en la composición de especies entre las distintas condiciones del bosque, se realizó un árbol de relaciones mediante el índice de similitud de Morisita-Horn (Magurran, 1988) calculado con el programa Past 3.0 (Hammer et al., 2013).

Se realizó un análisis de varianza entre las distintas condiciones del bosque para las variables 0D , 1D , 2D , VIR-P, VIR-L y la cobertura del dosel. Con base en pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk y de homocedasticidad de la varianza de Levene, las variables 1D y 2D fueron analizadas con la variante de Welch para varianzas diferentes. La información fue analizada mediante la rutina Rstatix (Kassambara, 2019) en el programa R (R Development Core Team, 2008).

Resultados

Se registró un total de 24 especies de árboles pertenecientes a 16 familias (tabla 1). Las especies con mayor abundancia fueron *Pinus* spp., *Quercus* spp., *Liquidambar styraciflua* y *Nyssa sylvatica*. Del total de especies registradas, 8 estuvieron representadas por un único individuo y 16 por menos de 10 individuos; más de 50% del total de especies fueron poco frecuentes (fig. 3).

Los valores de diversidad fueron diferentes entre las distintas condiciones del bosque para 0D ($F_{3,32} = 6.75$, $p < 0.001$), 1D ($F_{3,17.3} = 8.33$, $p < 0.001$) y 2D ($F_{3,17.3} = 7.96$, $p < 0.002$). La prueba post hoc de Tukey solamente mostró mayor riqueza de especies (0D) en A respecto a la etapa R entre tratamientos silvícolas dentro del bosque con manejo; el bosque sin manejo (SM) mostró valores más altos respecto de la primera (L) y última etapa (R) del ciclo de tratamientos silvícolas bajo el MDS en cuanto a 0D (prueba de Tukey), así como con 1D y 2D (prueba de Games-Howell) (fig. 4). La similitud medida por el índice de Morisita-Horn presentó un valor de 0.92. La similitud fue alta en los tratamientos silvícolas del bosque manejado bajo el MDS, al comparar las comunidades arbóreas entre

L y R (0.95), así como al comparar la etapa A con L (0.87) y R (0.80). El bosque sin manejo (SM) se segregó del bosque manejado al presentar valores bajos de similitud respecto de los distintos tratamientos silvícolas del bosque manejado; L (0.43), A (0.66) y R (0.49) (fig. 5).

El VIR mostró diferencias entre las distintas condiciones del bosque para las variables VIR-P ($F_{3,32} = 9.76$, $p < 0.0001$) y VIR-L ($F_{3,32} = 9.86$, $p < 0.0001$). La prueba post hoc de Tukey entre tratamientos silvícolas dentro del MDS indicó un incremento en el VIR-P de 67% observado en A, a 87% observado en R ($p < 0.05$), y una reducción de los valores de VIR-L de un 33% a un 13% ($p < 0.05$) en el mismo sentido; el SM mostró valores más bajos para VIR-P y mayores para VIR-L respecto de las etapas L ($p < 0.001$) y R ($p < 0.0001$) dentro del ciclo de tratamientos silvícolas bajo el MDS (fig. 6).

La cobertura del dosel mostró diferencias entre las distintas condiciones del bosque ($F_{3,32} = 23.72$, $p < 0.0001$). La prueba de Tukey no mostró diferencias entre las distintas etapas dentro del ciclo de tratamientos silvícolas bajo el MDS; de manera general, SM presentó valores más altos de cobertura del dosel respecto de las diferentes etapas del bosque manejado bajo el MDS (L, A y R) ($p < 0.0001$). Esta relación se observó claramente en imágenes promedio de la fracción de apertura del dosel (fig. 7).

Discusión

El ciclo de tratamientos bajo el MDS culmina con la corta de regeneración (R), en la que se extrae la mayor parte del estrato arbóreo y se reduce considerablemente el número de especies arbóreas presentes en la etapa previa (fig. 4), lo que crea condiciones de alta iluminación en el piso forestal (fig. 7) y favorece la renovación diferenciada de las especies de *Pinus* observada al reinicio del ciclo (L). El reinicio del ciclo tras la corta de liberación presenta la mayor abundancia de individuos adultos de especies de *Pinus* (fig. 3); sin embargo, el efecto sobre la diversidad arbórea iniciado en la etapa final (R) es constante hacia este punto, al mantener comunidades menos diversas y con mayor dominancia por un pequeño número de especies en comparación con los rodales de bosques sin manejo (figs. 3, 4). A su vez, la composición de especies arbóreas no cambia al pasar del estado final a un reinicio del ciclo (fig. 5). El reinicio del ciclo presenta también una tendencia caracterizada por el restablecimiento de la presencia de *N. sylvatica* y *L. styraciflua* en la comunidad, mismas que alcanzan su mayor presencia hasta la etapa de aclareos (fig. 3). El proceso de intervención durante estas etapas, crea condiciones del bosque en las cuales diversos factores ecológicos (clima, suelo, e interacciones bióticas) actúan de forma diferenciada sobre cada especie para favorecer

Tabla 1

Especies arbóreas con número de individuos adultos, distribuidas por familia, registradas en las parcelas de muestreo en un bosque húmedo de montaña bajo el “Método de Desarrollo Silvícola” (MDS) y en un bosque sin manejo forestal (SM) en el norte de Chiapas, México.

Especie	Acrónimo	SM	MDS	Familia
<i>Saurauia oreophila</i> Hemsl.	Sao	0	1	Actinidiaceae
<i>Viburnum jucundum</i> C.V.Morton	Vib	0	5	Adoxaceae
<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	Liq	124	31	Altingiaceae
<i>Ilex brandegeana</i> Loes.	Ilex	1	0	Aquifoliaceae
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. et Planch.	Dar	0	1	Araliaceae
<i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. et Planch.	Oca	2	0	
<i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. et Planch.	Oxa	1	0	
<i>Hedyosmum mexicanum</i> C.Cordem.	Hme	0	1	Chloranthaceae
<i>Clusia</i> aff. <i>salvinii</i> Donn.Sm.	Clu	0	1	Clusiaceae
<i>Vernonanthura patens</i> (Kunth) H.Rob.	Ver	0	3	Asteraceae
<i>Cornus disciflora</i> Moc. et Sessé ex DC.	Codi	23	0	Cornaceae
<i>Quercus calophylla</i> Schltdl. et Cham.	Qca	3	3	Fagaceae
<i>Quercus sapotifolia</i> Liebm.	Qsa	19	23	
<i>Quercus segoviensis</i> Liebm.	Qse	1	23	
<i>Inga oerstediana</i> Benth.	Ing	1	0	Fabaceae
<i>Heliocarpus donnellsmithii</i> Rose	Hdo	1	1	Malvaceae
<i>Nyssa sylvatica</i> Marshall	Nys	12	62	Nyssaceae
<i>Pinus tecunumanii</i> F.Schwerdtf. ex Eguiluz et J.P.Perry	Pt	96	538	Pinaceae
<i>Pinus maximinoi</i> H.E.Moore	Pm	1	310	
<i>Pinus oocarpa</i> Schiede ex Schltdl.	Po	96	66	
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. et Schult.	Myco	0	8	Primulaceae
<i>Parathesis chiapensis</i> Fernald.	Par	1	3	
<i>Frangula capreifolia</i> (Schltdl.) Grubov	Fca	4	0	Rhamnaceae
<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	Pr	0	1	Rosaceae

o inhibir su establecimiento (Kozłowski, 2002; Shields et al., 2007).

La etapa intermedia (A) representa el estado de mayor reestructuración del bosque dentro de la secuencia en el ciclo de tratamientos silvícolas bajo el MDS. Esta etapa presenta una mayor riqueza de especies totales, menor importancia relativa de *Pinus* spp. y mayor importancia de especies latifoliadas, respecto a las condiciones creadas por la corta final (figs. 4, 6). En este punto del ciclo, la comunidad arbórea presenta un arreglo de especies distinto del observado desde la corta final, con *L. styraciflua* y *N. sylvatica* entre las especies mejor representadas en la comunidad (figs. 3, 5). El restablecimiento espontáneo de especies de latifoliadas en la comunidad como parte de un proceso de sucesión ecológica secundaria, es una tendencia reconocida en otros sistemas de aprovechamiento maderable (Ramírez-Santiago et al., 2019). Los cambios considerables en la riqueza y composición de especies observados en la etapa de aclareos pueden ser el resultado de condiciones

favorables fomentadas por los tratamientos silvícolas, condiciones que continúan modificándose conforme el bosque avanza en el proceso de maduración (Battles et al., 2001; Pastur et al., 2002; Torras y Saura, 2008).

En la etapa intermedia, antes de ser realizada la corta final, las comunidades del bosque aprovechado tienden hacia una mayor similitud en la presencia y proporción de los principales componentes arbóreos (*Pinus* spp., *L. styraciflua* y *N. sylvatica*) respecto a lo observado en bosques sin manejo (figs. 3, 6). Igualmente, se presentan valores similares de dominancia y riqueza de especies (fig. 4), aunque la composición de especies (en su mayoría poco frecuentes), no es la misma (fig. 5). Estos resultados coinciden con estudios previos que comparan la biodiversidad entre bosques con algún sistema de manejo y los no-manejados, en los que se reporta que los mayores efectos del manejo no se reflejan tanto en una pérdida del número total de especies (aunque sí una reducción perceptible), como en cambios en la composición (Cleary,

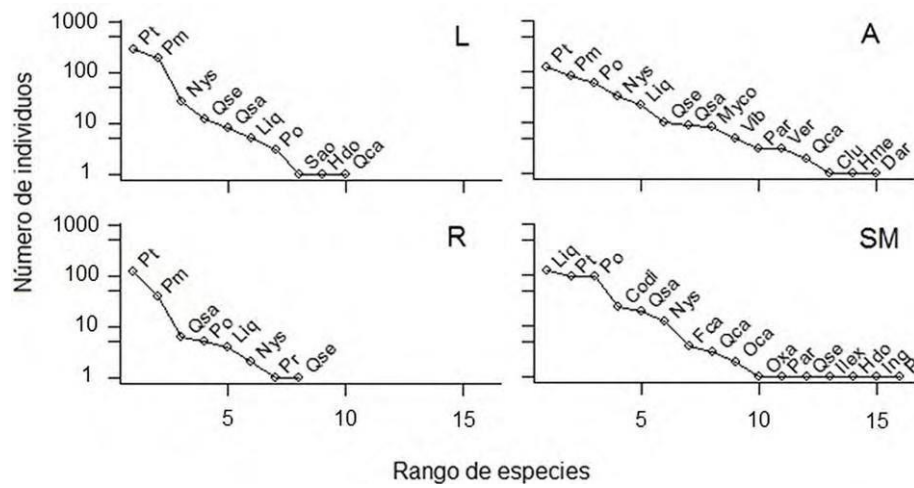


Figura 3. Distribución de rango-abundancia ($\log_{10}$) para las especies arbóreas (ver acrónimos en la tabla 1) presentes en diferentes etapas de un ciclo de tratamientos silvícolas bajo el “Método de Desarrollo Silvícola”: liberación (L), aclareos (A), regeneración (R) y en un bosque sin manejo (SM).

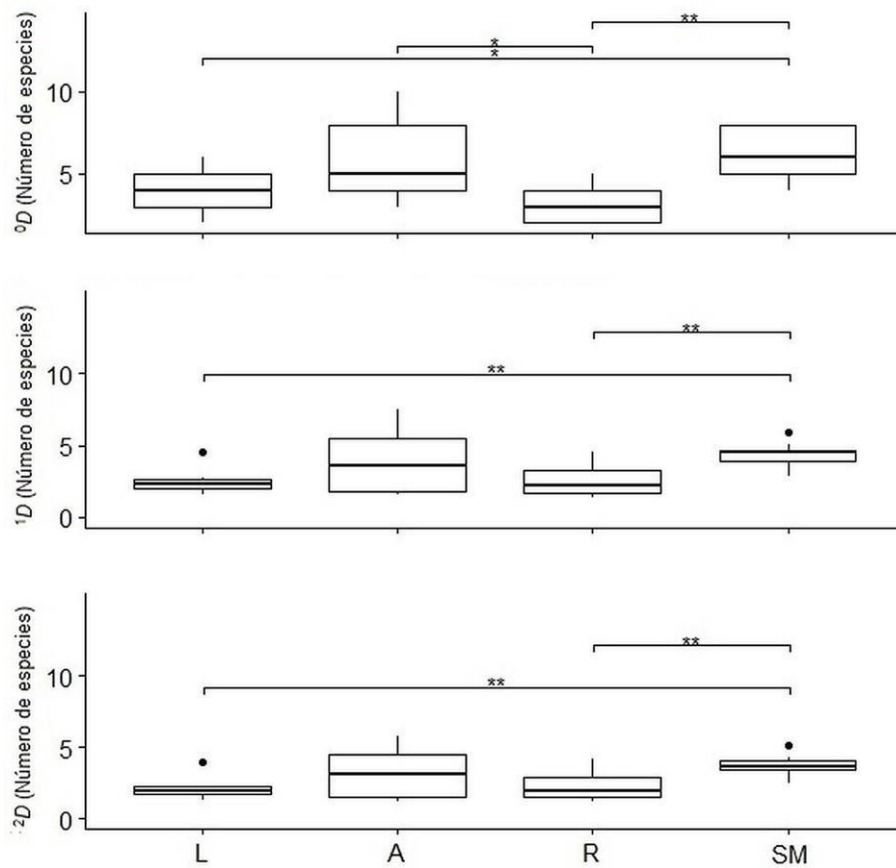


Figura 4. Riqueza de especies arbóreas (0D), especies arbóreas típicas (1D) y especies arbóreas dominantes (2D), presentes en diferentes etapas de un ciclo de tratamientos silvícolas bajo el “Método de Desarrollo Silvícola”: liberación (L), aclareos (A), regeneración (R) y en un bosque sin manejo (SM). *** = $p < 0.0001$, ** = $p < 0.001$, * = $p < 0.05$.

2004; Galindo-Jaimes et al., 2002; González-Espinosa et al., 1995, 2009; Lewis, 2001).

El bosque sin manejo, que en el área de estudio de manera frecuente ha sido sometido a extracción selectiva de baja intensidad sin planificación, mantiene una mayor codominancia entre *Pinus* spp., *Quercus* spp. y *L. styraciflua* dentro de la comunidad, además de incluir poblaciones considerables de *Cornus disciflora*, especie considerada en categoría de vulnerable de acuerdo a la UICN (González-Espinosa et al., 2011) y prácticamente ausente en todas las etapas del bosque manejado (fig. 3). De manera general, a pesar de observar una reestructuración en la etapa de aclareos, las poblaciones de *L. styraciflua* y *C. disciflora* abundantes dentro del bosque sin manejo, podrían reducirse o ser extirpadas localmente por efecto de una intervención constante bajo el MDS. Este empobrecimiento florístico se puede acrecentar debido a que la mayoría de las especies presentes en el bosque sin manejo pueden ser consideradas “raras” o “escasas” y sensibles a los efectos del aprovechamiento, dados sus requerimientos específicos para la regeneración asociados a la mayor cobertura del dosel propia de bosques más maduros (Camacho-Cruz et al., 2000; Galindo-Jaimes et al., 2002). Estos efectos sobre diferentes grupos funcionales de especies arbóreas han sido también reconocidos en sistemas de aprovechamiento en regiones tropicales con alta diversidad (Martini et al., 1994).

El proceso de aprovechamiento mediante el MDS muestra un efecto muy severo sobre la cobertura del dosel. Incluso en sus estados de mayor grado de reestructuración se registra menos de la mitad de la cobertura que se puede observar en el bosque sin manejo (fig. 7). La cobertura del dosel se ha documentado como un componente muy

sensible a los procesos del aprovechamiento forestal, que a su vez tiene un gran impacto sobre las condiciones biofísicas y microclimáticas de los bosques, con efectos sobre la regeneración de una gran cantidad de especies

(Brown, 1993; Cannon et al., 1994; Malmer y Grip, 1990; Méndez-Dewar et al., 2014, 2015; Pereira et al., 2002). Se ha encontrado que la cobertura vegetal es un

factor determinante en la restricción y mantenimiento de un gran número de especies sensibles al disturbio en bosques húmedos de montaña (Camacho-Cruz et al., 2000; Galindo-Jaimes et al., 2002). La disponibilidad de luz en el piso forestal es clave para el entendimiento de procesos ecológicos que condicionan la composición y riqueza de especies al interior del bosque, así como por sus efectos en las interacciones con distintos grupos de organismos (Cleary et al., 2007; Costa y Magnusson, 2003; Ishii et al., 2004; Malcolm y Ray, 2000; Padmawathe et al., 2004).

Durante un turno forestal bajo el MDS se presentan una serie de intervenciones sistemáticas que modifican drásticamente la estructura del bosque en comparación con las observadas en un bosque sin manejo, con cambios más

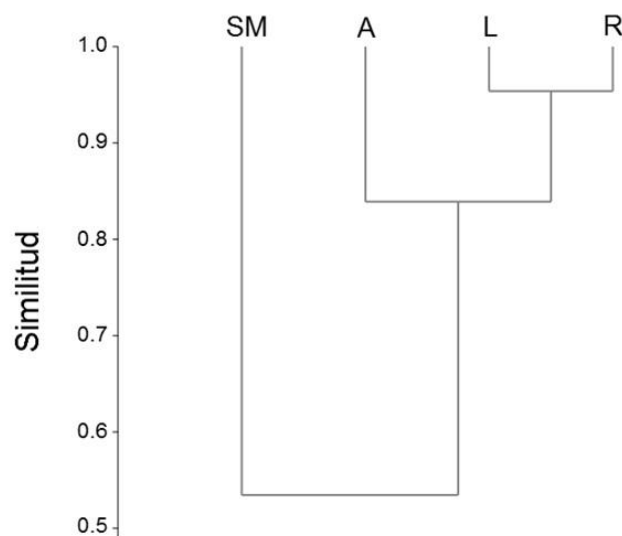


Figura 5. Árbol de relaciones bajo el índice de similitud de Morisita-Horn para la composición de especies arbóreas presentes en diferentes etapas de un ciclo de tratamientos silvícolas bajo el “Método de Desarrollo Silvícola”: liberación (L), aclareos (A), regeneración (R) y en un bosque sin manejo (SM).

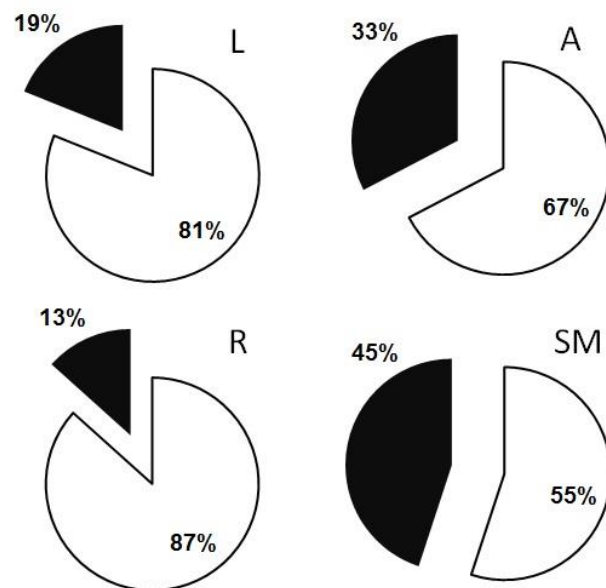


Figura 6. Distribución porcentual del valor de importancia relativa promedio (VIR) para los 2 grupos arbóreos principales: VIR-P (*Pinus* spp., blanco) y VIR-L (latifoliadas, negro), presentes en diferentes etapas de un ciclo de tratamientos silvícolas bajo el “Método de Desarrollo Silvícola”: liberación (L), aclareos (A), regeneración (R) y en un bosque sin manejo (SM).

evidentes al inicio y al final del ciclo. Sin embargo, previo a la corta final, algunos atributos de la comunidad forestal bajo el MDS se pueden asemejar al bosque no manejado como resultado de un proceso de sucesión ecológica. Se ha propuesto que el proceso de sucesión de un bosque mixto aprovechado puede culminar con una estructura de la comunidad similar a la de un bosque maduro (Kozlowski, 2002). Esta tendencia es observada en algún punto del desarrollo a lo largo del MDS aplicado a bosques húmedos de montaña, considerados de alta diversidad y rápido desarrollo. Sin embargo, este proceso culmina por efecto de la corta final que implica la remoción total de la biomasa y la cobertura del dosel en recuperación, lo que resalta la importancia del mantenimiento de áreas aledañas con bosques poco intervenidos como sitios de resguardo de una parte importante de la diversidad regional (Vásquez-Cortez et al., 2018).

Estudios realizados sobre el efecto de técnicas silvícolas de manejo intensivo en bosques de otras regiones del país, en especial en bosques de baja diversidad de las áreas montañosas del norte del país, han registrado principalmente efectos de bajo impacto sobre los principales componentes arbóreos de la diversidad presente (Hernández-Salas et al., 2013; Hernández et al., 2019); sin embargo, se ha

registrado un mayor efecto de las prácticas silvícolas al considerar como referencia bosques maduros más diversos (Ramírez-Santiago et al., 2019). Es necesario ampliar el análisis de casos en los que se aplican métodos de manejo intensivos como el MDS, en particular aplicado en regiones con bosques de alta diversidad y considerando diferentes condiciones del estado de conservación de la diversidad florística regional preexistente. A pesar de que el presente estudio incluyó fragmentos de bosque con solo una pequeña parte del conjunto regional de especies que cabría esperar para un bosque húmedo de montaña maduro en la región de estudio (Breedlove, 1981; Campos-Sánchez et al., 2017; González-Espinosa y Ramírez-Marcial, 2013; Ramírez-Marcial et al., 2001), no puede dejarse de resaltar la alta relevancia de los patrones locales de diversidad, ya que un número sustancial de las especies registradas en este estudio se han calificado en alguna categoría de vulnerabilidad y prioridad respecto a su conservación (González-Espinosa et al., 2011).

El reconocimiento de los factores ecológicos que propician una alta diversidad de especies no compartidas entre un bosque poco intervenido y su contraparte bajo manejo forestal, podría fundamentar acciones de restauración ecológica activa para apoyar la regeneración

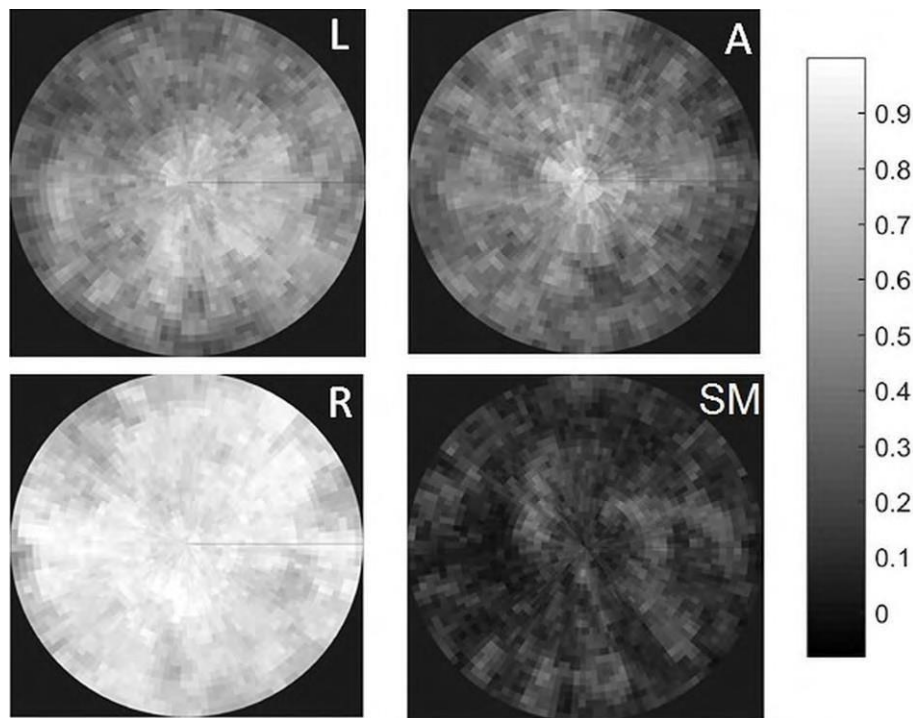


Figura 7. Representación de la fracción de apertura del dosel promedio presente en diferentes etapas de un ciclo de tratamientos silvícolas bajo el “Método de Desarrollo Silvícola”: liberación (L), aclareos (A), regeneración (R) y en un bosque sin manejo (SM). Las partes claras representan áreas de mayor penetración de luz a través del dosel forestal mientras las oscuras señalan una mayor proyección de sombra por cobertura.

natural requerida por especies particularmente sensibles a efectos del manejo (Ramírez-Marcial et al., 2003, 2001). Con base en los resultados derivados del presente trabajo se concluye que el ciclo de tratamientos que integran al MDS vistos como una unidad, mantienen una parte considerable de la estructura de la comunidad arbórea encontrada en fragmentos de bosque poco intervenidos, aunque probablemente comprometiendo una parte también considerable de su composición original. Su impacto real sobre la diversidad podría estar en relación con las condiciones del bosque húmedo de montaña a nivel regional, por lo que la persistencia y uso más extendido del MDS requiere de este tipo de consideraciones en el marco de acciones para el futuro.

Agradecimientos

De manera especial a los propietarios de los predios forestales “San Martín” y “Santa Anita”, y del centro ecoturístico “El Siempre Verde”, por las facilidades en la realización del levantamiento de la información. A José Rafael Ramos Moreno por su asesoría y a Henry Castañeda Ocaña por su esencial colaboración en el campo. Este trabajo fue financiado con recursos otorgados por la Rufford Foundation (Núm. de donación 25259-1 a RIPL) y con recursos fiscales asignados a MGE por El Colegio de la Frontera Sur. RIPL recibió una beca del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología para estudios doctorales (Núm. Reg. 555290).

Referencias

- Bakuzis, E. B. (1969). Forestry view in an ecosystem perspective. En G. M. van Dyne (Ed.), *The ecosystem concept in natural resource management* (pp. 189–258). New York: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-713450-5.50015-4>
- Battles, J. J., Shlisky, A. J., Barrett, R. H., Heald, R. C. y Allen-Diaz, B. H. (2001). The effects of forest management on plant species diversity in a Sierran conifer forest. *Forest Ecology and Management*, 146, 211–222. [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00463-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00463-1)
- Bawa, K. S. y Seidler, R. (1998). Natural forest management and conservation of biodiversity in tropical forests. *Conservation Biology*, 12, 46–55. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.96480.x>
- Breedlove, D. E. (1981). *Flora of Chiapas: part 1. Introduction to the flora of Chiapas*. San Francisco: California Academy of Sciences.
- Brown, N. (1993). The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 9, 153–168. <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467400007136>
- Camacho-Cruz, A., González-Espinosa, M., Wolf, J. H. D. y de Jong, B. H. J. (2000). Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Canadian Journal of Botany*, 78, 1309–1318. <http://dx.doi.org/10.1139/b00-103>
- Campos-Sánchez, E., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Navarrete-Gutiérrez, D. A. y Pérez-Farrera, M. Á. (2017). Riqueza de especies arbóreas en bosques de montaña de Chiapas: estimaciones a partir de datos de herbarios e inventarios florísticos. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 832–844. <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.015>
- Cannon, C. H., Peart, D. R., Leighton, M. y Kartawinata, K. (1994). The structure of lowland rainforest after selective logging in west Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecology and Management*, 67, 49–68. [http://dx.doi.org/10.1016/0378-1127\(94\)90007-8](http://dx.doi.org/10.1016/0378-1127(94)90007-8)
- Castelán-Lorenzo, M. y Arteaga-Martínez, B. (2009). Establecimiento de regeneración de *Pinus patula* Schl. et Cham., en cortas bajo el método árboles padres. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 15, 49–57.
- Cayuela, L., Benayas, J. M. R. y Echeverría, C. (2006). Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the Highlands of Chiapas, Mexico (1975–2000). *Forest Ecology and Management*, 226, 208–218. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2006.01.047>
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K. et al. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67. <http://dx.doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chaudhary, A., Burivalova, Z., Koh, L. P. y Hellweg, S. (2016). Impact of forest management on species richness: global meta-analysis and economic trade-offs. *Scientific Reports*, 6, 23954. <http://dx.doi.org/10.1038/srep23954>
- Cleary, D. F. R. (2004). Assessing the use of butterflies as indicators of logging in Borneo at three taxonomic levels. *Journal of Economic Entomology*, 97, 429–435. <http://dx.doi.org/10.1093/jee/97.2.429>
- Cleary, D. F. R., Boyle, T. J. B., Setyawati, T., Anggraeni, C. D. y Loon, E. E. V. (2007). Bird species and traits associated with logged and unlogged forest in Borneo. *Ecological Applications*, 17, 1184–1197. <http://dx.doi.org/10.1890/05-0878>
- Costa, F. R. C. y Magnusson, W. E. (2002). Selective logging effects on abundance, diversity, and composition of tropical understory herbs. *Ecological Applications*, 12, 807–819. [http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012%5B0807:SLEOAD%5D2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012%5B0807:SLEOAD%5D2.0.CO;2)
- Costa, F. R. C. y Magnusson, W. E. (2003). Effects of selective logging on the diversity and abundance of lowering and fruiting understory plants in a central Amazonian forest. *Biotropica*, 35, 103–114. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2003.tb00267.x>
- Díaz, S., Pascual, U., Stenseke, M., Martín-López, B., Watson, R. T., Molnár, Z. et al. (2018). Assessing nature’s contributions to people. *Science*, 359, 270–272. <http://dx.doi.org/10.1126/science.aap8826>

- ESRI. (2013). ESRI ArcMap GIS software v. 10.2 for Desktop. Recuperado el 22 de abril, 2020 de: <https://www.esri.com/en-us/arcgis/products/arcgis-pro/overview>
- Fredericksen, T. S. y Putz, F. E. (2003). Silvicultural intensification for tropical forest conservation. *Biodiversity and Conservation*, 12, 1445–1453.
- Galindo-Jaimes, L., González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P. y García-Barrios, L. (2002). Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecology*, 162, 259–272.
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. México D.F.: UNAM.
- González-Espinosa, M., Meave, J. A., Lorea-Hernández, F. G., Ibarra-Manriquez, G. y Newton, A. C. (2011). *The Red List of Mexican cloud forest trees*. Cambridge: Fauna & Flora International.
- González-Espinosa, M., Ochoa-Gaona, S., Ramírez-Marcial, N. y Quintana-Ascencio, P. F. (1995). Current land-use trends and conservation of old-growth forest habitats in the highlands of Chiapas, Mexico. En M. H. Wilson y S. A. Sader (Eds.), *Conservation of Neotropical migratory birds in Mexico* (pp. 190–198). Orono: The Maine Agriculture and Forestry Experiment Station.
- González-Espinosa, M. y Ramírez-Marcial, N. (2005). Riqueza de especies de árboles en Chiapas: variación espacial y dimensiones ambientales asociadas al nivel regional. En M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial y L. Ruiz-Montoya (Eds.), *Diversidad biológica en Chiapas* (pp. 81–116). México: Plaza y Valdés.
- González-Espinosa, M. y Ramírez-Marcial, N. (2006). El disturbio antrópico y la conservación y restauración de bosques de las montañas del centro y norte de Chiapas. En K. Oyama y A. Castillo (Eds.), *Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México: perspectivas desde la investigación científica, México, Vol. 21* (pp. 278–291). México: UNAM, Siglo XXI.
- González-Espinosa, M. y Ramírez-Marcial, N. (2013). Comunidades vegetales terrestres. En Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Gobierno del Estado de Chiapas (Eds.), *La biodiversidad en Chiapas: estudio de estado Vol. 2* (pp. 21–42). México, D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N. y Galindo-Jaimes, L. (2006) Secondary succession in montane pine-oak forests of Chiapas, Mexico. En M. Kappelle (Eds.), *Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests* (pp. 209–221). Berlin: Springer-Verlag. http://dx.doi.org/10.1007/3-540-28909-7_16
- González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Galindo-Jaimes, L., Camacho-Cruz, A., Golicher, D., Cayuela, L. et al. (2009). Tendencias y proyecciones del uso del suelo y la diversidad florística en Los Altos de Chiapas, México. *Investigación Ambiental*, 1, 40–53.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. (2013). *PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. Paleontological Statistics, PAST, 3.0 the Past of the Future*. Recuperado el 24 de octubre, 2019 de: <http://palaeo-electronica.org>
- Hernández, F. J., Deras-Ávila, A. G., Deras-Ávila, N. I. y Colín, J. G. (2019). Influence of the seed tree method on the diversity of regeneration in a mixed forest in Durango, Mexico. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 25, 219–234. <http://dx.doi.org/10.5154/rchscfa.2018.09.066>
- Hernández-Salas, J., Aguirre-Calderón, Ó. A., Alanís-Rodríguez, E., Jiménez-Pérez, J., Treviño-Garza, E. J., González-Tagle, M. A. et al. (2013). Efecto del manejo forestal en la diversidad y composición arbórea de un bosque templado del noroeste de México. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 19, 189–200. <http://dx.doi.org/10.5154/rchscfa.2012.08.052>
- INAFED (Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal). (2010). *Enciclopedia de los municipios y delegaciones de México: estado de Chiapas*. Recuperado el 28 de octubre, 2019 de: <http://www.inafed.gob.mx>
- Ishii, H. T., Tanabe, S. y Hiura, T. (2004). Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *Forest Science*, 50, 342–355.
- Kassambara, A. (2019). *Rstatix: pipe-friendly framework for basic statistical tests in R*. Recuperado el 15 de abril, 2020 de: <https://github.com/kassambara/rstatix>
- Kozłowski, T. T. (2002). Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest Ecology and Management*, 158, 195–221. [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00712-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00712-X)
- Kremen, C. y Merenlender, A. M. (2018). Landscapes that work for biodiversity and people. *Science*, 362, 1–10. <http://dx.doi.org/10.1126/science.aau6020>
- Lewis, O. T. (2001). Effect of experimental selective logging on tropical butterflies. *Conservation Biology*, 15, 389–400. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.015002389.x>
- López-Hernández, J. A., Aguirre-Calderón, Ó. A., Alanís-Rodríguez, E., Monarrez-González, J. C., González-Tagle, M. A. y Jiménez-Pérez, J. (2017). Composición y diversidad de especies forestales en bosques templados de Puebla, México. *Madera y Bosques*, 23, 39–51.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Londres: Croom Helm. <http://dx.doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0>
- Malcolm, J. R. y Ray, J. C. (2000). Influence of timber extraction routes on central African small-mammal communities, forest structure, and tree diversity. *Conservation Biology*, 14, 1623–1638. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2000.99070.x>
- Malmer, A. y Grip, H. (1990). Soil disturbance and loss of infiltrability caused by mechanized and manual extraction of tropical rainforest in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management*, 38, 1–12. [http://dx.doi.org/10.1016/0378-1127\(90\)90081-L](http://dx.doi.org/10.1016/0378-1127(90)90081-L)

- Martini, A. M. Z., Rosa, N. de A. y Uhl, C. (1994). An attempt to predict which Amazonian tree species may be threatened by logging activities. *Environmental Conservation*, 21, 152–162. <http://dx.doi.org/10.1017/S0376892900024589>
- Méndez-Dewar, G., González-Espinosa, M. y Equihua, M. (2014). Spatial heterogeneity of light and tree sapling responses in the understory of disturbed montane forests. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 8, 448–455. <http://dx.doi.org/10.3832/ifor1195-007>
- Méndez-Dewar, G., González-Espinosa, M. y Equihua, M. (2015). From seedling to sapling: tree species responses to spatial and temporal understory light heterogeneity in disturbed tropical montane forests. *Botanical Sciences*, 93, 719–729. <http://dx.doi.org/10.17129/botsci.169>
- Miranda, F. (1952). *La vegetación de Chiapas*. Tuxtla Gutierrez: Ediciones del Gobierno del Estado.
- Mueller-Dombois, D. y Ellenberg, D. (1974). *Aims and methods of vegetation ecology*. New York: John Wiley.
- Müllerried, F. K. G. (1957). *Geología de Chiapas*. México, D.F.: Gobierno del Estado de Chiapas.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D. et al. (2017). *Vegan community ecology package: ordination methods, diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists*. R package version 2.4.-2. Recuperado el 12 de agosto, 2019 de: <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan>
- Ortega-Álvarez, R., Casas, A., Figueroa, F. y Sánchez-González, L. A. (2018). Producir y conservar: nuevos horizontes en torno a los modelos de integración y separación territorial. *Sociedad y Ambiente*, 18, 11–44. <http://dx.doi.org/10.31840/sya.v0i18.1874>
- Padmawathe, R., Qureshi, Q. y Rawat, G. S. (2004). Effects of selective logging on vascular epiphyte diversity in a moist lowland forest of Eastern Himalaya, India. *Biological Conservation*, 119, 81–92. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2003.10.024>
- Parrotta, J. A., Francis, J. K. y Knowles, O. H. (2002). Harvesting intensity affects forest structure and composition in an upland Amazonian forest. *Forest Ecology and Management*, 169, 243–255. [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00758-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00758-7)
- Pastur, G. M., Peri, P. L., Fernández, M. C., Staffieri, G. y Lencinas, M. V. (2002). Changes in understory species diversity during the *Nothofagus pumilio* forest management cycle. *Journal of Forest Research*, 7, 165–174. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02762606>
- Pereira, Jr. R., Zweede, J., Asner, G. P. y Keller, M. (2002). Forest canopy damage and recovery in reduced-impact and conventional selective logging in eastern Para, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 168, 77–89. [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00732-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00732-0)
- Pérez-Rodríguez, F., Vargas-Larreta, B., Aguirre-Calderón, O. A., Corral-Rivas, J. J. y Rojo-Alboreca, A. (2013). Proceso analítico jerárquico para seleccionar métodos de manejo forestal en Durango. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 4, 55–72.
- Perry, D. A. (1994). *Forest ecosystems*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- R Development Core Team. (2008). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Recuperado el 12 de febrero, 2019 de: <http://www.r-project.org>
- Ramírez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A. y González-Espinosa, M. (2003). *Guía para la propagación de especies leñosas nativas de Los Altos y Montañas del Norte de Chiapas*. San Cristóbal de las Casas: El Colegio de la Frontera Sur.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. y Williams-Linera, G. (2001). Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 154, 311–326. [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00639-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00639-3)
- Ramírez-Santiago, R., Ángeles-Pérez, G., Hernández-de la Rosa, P., Cetina-Alcalá, V. M., Plascencia-Escalante, O. y Clark-Tapia, R. (2019). Efectos del aprovechamiento forestal en la estructura, diversidad y dinámica de rodales mixtos en la Sierra Juárez de Oaxaca, México. *Madera y Bosques*, 25, 1–12. <http://dx.doi.org/10.21829/myb.2019.2531818>
- Sánchez-Velásquez, L. R. y Pineda-López, M. del R. (1993). Conservación y desarrollo rural en zonas de montaña: El manejo forestal como un elemento potencial en Veracruz. *BIOTAM*, 5, 35–44.
- Sayer, J., Sunderland, T., Ghazoul, J., Pfund, J. L., Sheil, D., Meijaard, E. et al. (2013). Ten principles for a landscape approach to reconciling agriculture, conservation, and other competing land uses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 110, 8349–8356. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1210595110>
- Shields, J. M., Webster, C. R. y Nagel, L. M. (2007). Factors influencing tree species diversity and *Betula alleghaniensis* establishment in silvicultural openings. *Forestry*, 80, 293–307. <http://dx.doi.org/10.1093/forestry/cpm013>
- Siry, J. P., Cubbage, F. W. y Ahmed, M. R. (2005). Sustainable forest management: global trends and opportunities. *Forest Policy and Economics*, 7, 551–561. <http://dx.doi.org/10.1016/j.forpol.2003.09.003>
- Solís-Moreno, R., Aguirre-Calderón, Ó. A., Treviño-Garza, E. J., Jiménez-Pérez, J., Jurado-Ybarra, E. y Corral-Rivas, J. (2006). Efecto de dos tratamientos silvícolas en la estructura de ecosistemas forestales en Durango, México. *Madera y Bosques*, 12, 49–64. <http://dx.doi.org/10.21829/myb.2006.1221242>
- Steel, R. G. D. y Torrie, J. H. (1980). *Principles and procedure of statistics*. New York: McGraw Hill.
- Thysell, D. R. y Carey, A. B. (2000). *Effects of forest management on understory and overstory vegetation: a retrospective study*, Vol. 488. Portland: USDA, For. Serv. Gen. Tech. Rep. Pacific Northwest Research Station.
- Torras, O. y Saura, S. (2008). Effects of silvicultural treatments on forest biodiversity indicators in the Mediterranean. *Forest Ecology and Management*, 255, 3322–3330. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2008.02.013>
- Vásquez-Cortez, V. F., Clark-Tapia, R., Manzano-Méndez, F., González-Adame, G. y Aguirre-Hidalgo, V. (2018). Estructura, composición y diversidad arbórea y arbustiva en tres condiciones de manejo forestal de Ixtlán de Juárez,

- Oaxaca. *Madera y Bosques*, 24, 1-13. <http://dx.doi.org/10.21829/myb.2018.2431649>
- Villaseñor, J. L. (2010). *El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico*. México D. F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-UNAM.
- von Gadow, K., Pukkala, T. y Tomé, M. (2012). *Sustainable forest management* (Vol. 1). Amsterdam: Springer.
- Walker, L. R., Wardle, D. A., Bardgett, R. D. y Clarkson, B. D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98, 725–736. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01664.x>
- Weiss, M. y Baret, F. (2017). *CAN_EYE V6. 4.91 User Manual*. Recuperado el 12 de agosto, 2019 de: <http://jecam.org>
- Whitmore, T. C. y Sayer, J. A. (1992). *Tropical deforestation and species extinction*. New York: Chapman & Hall.

CAPÍTULO III. Forest management effects on the ectomycorrhizal macromycete community in tropical montane forests in Mexico

Artículo enviado a la revista:

Forest Ecology and Management

(mayo de 2021)

**Forest management effects on the ectomycorrhizal macromycete community in
tropical montane forests in Mexico**

Ricardo Irving Pérez-López^a, Mario González-Espinosa^{a,*}, Neptalí Ramírez-Marcial^a, Jesús
Pérez-Moreno^b, Tarin Toledo-Aceves^c

^a Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR),
Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, Barrio de María Auxiliadora, 29290 San Cristóbal de
Las Casas, Chiapas, México.

^b Microbiología, Edafología, Colegio de Postgraduados (COLPOS), Campus Montecillo, km 35.5
Carretera México-Texcoco, 56230 Montecillo, Estado de México, México.

^c Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A.C. (INECOL), Carretera antigua a Coatepec
351, El Haya, 91073 Xalapa, Veracruz, México.

* Corresponding author: mgonzale@ecosur.mx (M. González-Espinosa)

17 Abstract

18 While forest management impacts the ectomycorrhizal fungi (EMF) community, most of
19 the evidence regarding its effects has been obtained from temperate forests of the Northern
20 Hemisphere and little is known of their prevalence in highly diverse tropical habitats. This
21 study analyzes the responses of the EMF community in managed tropical montane forests
22 in the southern Mexican state of Chiapas. EMF species composition and diversity were
23 evaluated along a gradient of structural and microclimatic conditions of the forest
24 associated with the stages of a cycle of silvicultural practices (R = release cutting, T =
25 thinning, and F = final regeneration cutting), as well as a reference mid-successional
26 unmanaged forest (UF). The silvicultural practices involve varying intensities of tree
27 harvesting ($\approx 20\%$ in T to $\approx 80\%$ in F). It is hypothesized that: (1) diversity and
28 composition of EMF communities are influenced by changes in forest conditions,
29 principally as a result of canopy cover alteration due to forest management, and (2) late
30 forest successional conditions are associated to more diverse EMF communities, while
31 more intensive silvicultural practices reduce their diversity. A total of 75 EMF species were
32 recorded; analysis using Hill numbers shows a close relationship between diversity and
33 each stand condition (total species richness = 5.7 ± 0.6 in F to 11.7 ± 1.3 in UF; common
34 species diversity = 4.1 ± 0.4 in F to 7.5 ± 0.4 in UF; dominant species diversity = 3.3 ± 0.3 in R
35 to 5.5 ± 0.3 in UF). Canopy cover ($9.8 \pm 4\%$ in F to $80.6 \pm 5\%$ in UF) was the principal factor
36 affecting EMF diversity, mainly due to its influence on herbaceous cover, tree species
37 richness (path analysis, $R^2 = 0.32$; $p < 0.05$), and microclimatic variables. Turnover of
38 dominant EMF species from the most intensive management practice toward the later
39 successional forest conditions was observed. Late successional conditions allow for

40 maintenance of more diverse EMF communities, while more intensive practices reduce
41 their diversity ($p < 0.05$, in both cases). Rare fungal species appear to be more vulnerable to
42 highly intensive management, and account for most of the EMF diversity in UF. Results
43 indicate the importance of preserving nearby relatively undisturbed species-rich forest
44 stands in order to maintain biological integrity and ecosystem functioning of the EMF
45 community in tropical montane forests.

46
47 Keywords: Anthropogenic disturbance, canopy cover, cloud forests, fungal communities,
48 timber harvesting.

49 1. Introduction

50 Ectomycorrhizal fungi (EMF) have important ecological functions in forest systems,
51 principally due to their capacity to transfer nutrients to the tree community through
52 symbiotic relationships (Hobbie and Hobbie, 2006; Smith and Read, 2008) and their role in
53 decomposition of organic matter and nutrient cycling (Read and Pérez-Moreno, 2003).
54 These fungi are also known to promote tree recruitment as well as stability and post-
55 disturbance recovery of forest ecosystems (Teste et al., 2009; Courty et al., 2010; Peter et
56 al., 2013). Therefore, fostering EMF diversity and knowledge of their ecological
57 relationships are considered fundamental to sustainable forest management and
58 conservation (Courty et al., 2010; Kyaschenko et al., 2017; Kranabetter et al., 2018).

59 Silvicultural practices considerably affect the diversity and ecological dynamics of
60 the EMF community, and some of the principal attributes of managed forest stands that
61 have been shown to be associated with EMF occurrence and diversity are stand basal area,
62 tree age, and canopy cover (Bonet et al., 2004; Martínez-Peña et al., 2012; Tomao et al.,
63 2017, 2020). Additionally, site transformation by altering tree density and light interception
64 has consequences in climate conditions in the interior, floor level and soil of forest systems
65 (Hutchison and Matt, 1977; Cabrelli et al., 2006), some of which highly define the structure
66 and composition of the EMF community such as temperature and soil moisture (Erland and
67 Taylor, 2002; Castaño et al., 2018), as well as the herbaceous layer (Gao et al., 2015),
68 physical and chemical properties of litter (Conn and Dighton, 2000; Aponte et al., 2010),
69 and tree species diversity (Ishida et al., 2007; Landi et al., 2015; Rosinger et al., 2018).

70 Those structural and microclimatic conditions which are characteristic of mature
71 forests have often been associated with greater EMF diversity (Peter et al., 2013;

Kyaschenko et al., 2017; Kranabetter et al., 2018). Particularly, canopy cover has been identified as a key factor in maintaining this relationship (Kranabetter et al., 2005; Twieg et al., 2007; Santos-Silva et al., 2011; Spake et al., 2016). On the other hand, conditions associated with rejuvenated secondary forests have proven to be significant to fungi populations as a resource, as increased intensity of silvicultural practices may favor productivity of certain species (Martínez de Aragón et al., 2007; de-Miguel et al., 2014). Nevertheless, highly intensive silvicultural practices may considerably affect EMF diversity (Jones et al., 2003; Hartmann et al., 2012; Kyaschenko et al., 2017). Therefore, there is a need to evaluate the impacts of forest management on fungal diversity, particularly taking into account the level of disturbance of the tree layer as a result of silvicultural practices (e.g. thinning vs. regeneration) and particular attributes of forests at different latitudes (Chaudhary et al., 2016; Tomao et al., 2020).

In recent decades, silvicultural practices have been considered to be a strategy for fostering and managing mycological resources (Bonet et al., 2010) and preserving fungal diversity (Peter et al., 2013; Dove and Keeton, 2015). Nevertheless, the majority of studies regarding the effects of silvicultural practices on the EMF community have been carried out in mixed and conifer forests of temperate regions of the Northern Hemisphere, and little is known of their impact on the EMF community in tropical regions (Tomao et al., 2020), which host a high diversity of EMF on a global level (Riviere et al., 2007; Morris et al., 2008). Additionally, forests of tropical mountainous systems host a high level of biodiversity and provide a variety of ecological, economic, and social services (Bruijnzeel et al., 2011). Nevertheless, land use changes and other impacts on these forest systems have affected their extent and conservation status (Cayuela et al., 2006; Martínez et al., 2009;

Bruijnzeel et al., 2011; Toledo-Aceves et al., 2011). Due to the importance of the ecological functions of the EMF community, there is a need to evaluate EMF diversity in tropical forests undergoing anthropogenic transformation.

The present study analyzes the ecological responses of the EMF community to transformation of humid tropical montane forests as a result of forest management. Diversity and composition of the EMF community are compared throughout a gradient of structural and microclimatic conditions created by a cycle of silvicultural practices with varying intensities of tree layer alteration in managed forests, as well as in an unmanaged forest as a reference. The following hypotheses are posed: (1) diversity and composition of EMF communities are influenced by changes in forest conditions, principally as a result of canopy cover alteration due to forest management, and (2) late forest successional conditions are conducive to more diverse EMF communities, while more intensive silvicultural practices reduce their diversity.

2. Materials and Methods

2.1. Study area

The study sites are located in the physiographic region known as Chiapas and Guatemala Mountain Range, particularly in the Northern Mountains of Chiapas physiographic subprovince (Müllerried, 1957) in southern Mexico. Climate is semi-warm temperate, sub-humid with summer rains, with a mean annual rainfall of 1,271 mm and a mean annual temperature of 21° C (García, 2004); the most frequent soil types in the region are luvisol and phaeozem (INEGI, 2007). The original plant communities correspond to humid montane forests, with a predominance of *Quercus* spp., *Liquidambar styraciflua*,

and *Pinus* spp. (Breedlove, 1981; Ramírez-Marcial et al., 2001; Villaseñor, 2010). Managed forest areas included in the present study are part of the San Martín and Santa Anita private forestry properties (total surface area is 163 ha), in the southern region of the municipality of Jitotol, Chiapas, Mexico (17° 01' 45" to 17° 03' 10" N; 92° 51' 12" to 92° 52' 10" W, with a mean altitude of 1,700 m). Unmanaged forest areas included in the study are part of the ecotourism center El Siempre Verde (total surface area is 24 ha), located 10-12 km north of the above-mentioned properties, in the municipalities of Jitotol and Pueblo Nuevo Solistihucán (17° 08' 42" to 17° 08' 52" N; 92° 53' 00" to 92° 53' 27" W, with an average altitude of 1,780 m).

2.2. Silvicultural method

The managed forest areas are subjected to an even-aged forest management method known as “*Método de Desarrollo Silvícola*” (Silvicultural Development Method), involving a cycle of the following silvicultural practices, carried out every 8 years within a 40-45 year rotation: (1) release cutting (R), consisting of clear-cutting those adult individuals remaining from the previous rotation in order to foster development of an even-aged cohort of young *Pinus* spp. trees; (2) thinning (T), carried out three times consecutively, involving selective cutting ($\approx 20\%$) of the least desirable individuals within the adult layer, leaving the best-formed trees in the stand; and (3) final regeneration cutting (F), a shelterwood practice involving clear-cutting most ($\approx 80\%$) of adult trees, while allowing some seed trees to remain for seed production, thereby fostering regeneration of an even-aged cohort of *Pinus* spp. In the present study, unmanaged forest (UF) refers to a large stand that has not been subject to any silvicultural practices for at least 40 years. The different stages were

considered to be a chronosequence along a successional series. For additional details regarding the study sites, see Pérez-López et al. (2020).

2.3. Forest structure and microclimate

Three similar-aged stands were used as replicates of each forest condition (R, T, F, and UF). Within each stand, three 1,000 m² circular plots were established (for a total of 36 plots), where tree species richness was recorded (S_t). Additionally, the relative-importance value (Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974) for *Pinus* species (RIV_P) was calculated based on density (ind ha⁻¹) and basal area (m² ha⁻¹) of young and adult individuals (normal diameter at breast height [1.3 m height], ND $\geq$ 10 cm and height $\geq$ 1.5 m). Plots were located at least 20 m apart, and at a minimum of 20 m from the edge of the stand. Percentage of canopy cover (CC) was calculated for each plot with four hemispheric photographs taken with a fish-eye OptekaTM lens mounted on a digital Nikon® camera, model D-5200. Photographs were taken from a height of 1.8 m, with the objective directed to the zenith, 5 m from the center of the plot on each of the four cardinal directions. Images thus obtained were processed using the CanEye V6.49 program (Weiss and Baret, 2017). Percentage of litter cover (L) and herbaceous cover (H) were recorded in each plot by taking four photographs of 1 m² within a square frame placed on the ground from a height of 1 m, 5 m from the center of the plot on each of the four cardinal directions. These images were processed using the SamplePoint program (Booth et al., 2006). Stand temperature and relative humidity were recorded using 12 sensors (model DT171 USB Type, Temp/RH Data LoggerTM) located at a height of 1.8 m in the center of each stand (three sensors per condition). Data for temperature and relative humidity was recorded every 10 minutes for 14 months (March, 2019 to May, 2020).

2.4. Fungal inventory

Total number of macromycetes was recorded based on observation of individuals and collection of fruiting bodies (sporomes) in each of the 36 sampling plots. Records were taken every two weeks during the rainy season, from June to October of 2018 and 2019; due to the public health emergency caused by SARS-CoV-2 it was not possible to carry out the inventory during 2020. Taxonomic identification of specimens was carried out through a macro and micro morphological characterization using specialized identification keys (e.g. Kuo, 2013) and by referring to other studies carried out in the region (Kong et al., 2018; Chanona-Gómez et al., 2007, 2019). Ectomycorrhizal status was based on Comandini et al. (2012), and nomenclature follows *Index Fungorum* (2020).

2.5. Analysis

EMF diversity was calculated using Hill numbers (Chao et al., 2014). Similarity of species among forest conditions was calculated using Jaccard's index of similarity (Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974). This information was analyzed with the BiodiversityR (Kindt, 2020) and Vegan (Oksanen et al., 2020) packages. For each condition, Shapiro-Wilk and Levene's tests were used to evaluate normality and homoscedasticity of variance for EMF species richness (S_f), EMF diversity with common species (1D_f ; exponential of Shannon's entropy index), EMF diversity with dominant species (2D_f ; inverse of Simpson's concentration index), canopy cover (CC), tree species richness (S_t), relative importance value of *Pinus* spp. (RIV_P), litter cover (L) and herbaceous cover (H). Similarly, the Kolmogorov-Smirnov normality test and Levene test for homoscedasticity of variance were used for the fourteen-month series of each of the

following microclimate variables: mean daily temperature, minimum and maximum daily temperature, mean daily relative humidity, minimum and maximum daily relative humidity, and oscillation (difference between minimum and maximum values) of daily temperature and relative humidity, each of which were divided into seasons. Based on this information, variables for EMF diversity (S_t , 1D_t , and 2D_t) were compared among the different forest conditions using a one-way analysis of variance with the `rstatix` V0.6 package (Kassambara, 2020). The remaining variables were compared with robust analysis of variance with trimmed means (20% trimming level) using the `WRS2` package (Mair and Wilcox, 2019). A canonical correspondence analysis was used to evaluate the relationships among EMF species (abundance of sporomes) and forest attributes (S_t , RIV_P , CC , L , and H) using the `Vegan` package (Oksanen et al., 2020). In order to examine the relationships among variables and identify those with the greatest effects on the EMF community, variables were transformed to express multivariate normality using the `MVN` V5.8 package (Korkmaz et al., 2014). Following this, a path analysis (Mitchell, 1993) was carried out using the `Lavaan` V0.6 package (Rosseel, 2012). All analyses were conducted using the R program (R Core Team, 2020).

3. Results

3.1. Forest conditions

Differences were detected among forest conditions (R = release, T = thinning, F = final cutting, and UF = unmanaged forest) for the following attributes: canopy cover (CC ; $F_{3,13} = 41.59$, $p < 0.001$), tree species richness (S_t ; $F_{3,13} = 6.48$, $p < 0.05$), relative importance value of *Pinus* spp. (RIV_P ; $F_{3,13} = 12.32$, $p < 0.001$), litter cover (L ; $F_{3,11} =$

10.26, $p < 0.01$), and herbaceous cover (H ; $F_{3,11} = 10.05$, $p < 0.05$; Table 1). The UF condition showed higher values for CC than any of the managed forest conditions ($p < 0.01$) and for S_t as compared to the final (F) and initial (R) stages of the silvicultural management cycle ($p < 0.001$ in both cases), while in the managed forest a reduction was found for CC and S_t from the thinning stage to the final stage ($p < 0.05$ in both cases). The UF showed lower values of RIV_P as compared to the final and initial stages of the silvicultural management cycle ($p < 0.001$ in both cases). On the other hand, a reduction was found in the RIV_P from the initial to the thinning stage, followed by an increase in the final stage ($p < 0.05$ in both cases). The UF condition had greater litter cover (L) and less herbaceous cover (H) than any of the managed forest conditions ($p < 0.05$ in both cases); a reduction in L and an increase in H was observed from the thinning stage to the final stage of the management cycle ($p < 0.05$ in both cases; Table 1).

219

Table 1. Mean values (± 1 S.E.) of canopy cover (CC , %), tree species richness (S_t), relative-importance value of *Pinus* spp. (RIV_P , %), litter cover (L , %), herbaceous cover (H , %), species richness of ectomycorrhizal fungi (S_f), diversity of ectomycorrhizal fungi calculated with common species (1D_f), and diversity of ectomycorrhizal fungi calculated with dominant species (2D_f) in forest fragments under a cycle of silvicultural practices: release cutting (R), thinning (T), and final regeneration cutting (F), as well as in an unmanaged forest (UF).

	CC	S_t	RIV_P	L	H	S_f	1D_f	2D_f
R	27.6 $\pm$ 7.1 (ab)	3.8 $\pm$ 0.4 (ab)	81 $\pm$ 4.8 (a)	45.1 $\pm$ 9.6 (a)	53 $\pm$ 9.8 (a)	7.3 $\pm$ 1.3 (ab)	4.2 $\pm$ 0.3 (a)	3.3 $\pm$ 0.3 (a)
T	31.1 $\pm$ 7.4 (a)	5.7 $\pm$ 0.8 (ac)	67.3 $\pm$ 5.4 (b)	70.2 $\pm$ 5.4 (b)	29.7 $\pm$ 5.4 (b)	9.6 $\pm$ 1.5 (ab)	6.8 $\pm$ 0.9 (b)	5.5 $\pm$ 0.7 (b)
F	9.8 $\pm$ 4.9 (b)	3.1 $\pm$ 0.4 (b)	86.5 $\pm$ 4.4 (a)	61 $\pm$ 5.08 (ab)	38.6 $\pm$ 4.9 (ab)	5.7 $\pm$ 0.6 (a)	4.1 $\pm$ 0.4 (a)	3.4 $\pm$ 0.4 (a)
UF	80.6 $\pm$ 5 (c)	6.3 $\pm$ 0.5 (c)	55.1 $\pm$ 2.9 (b)	88.1 $\pm$ 2.05 (c)	12 $\pm$ 2.1 (c)	11.7 $\pm$ 1.3 (b)	7.5 $\pm$ 0.4 (b)	5.5 $\pm$ 0.3 (b)

Values in the same column followed by different letters indicate significant differences with the post hoc tests of means ($p < 0.05$).

220

221

Differences were detected among forest conditions for the following microclimate variables series recorded over a fourteen-month period: mean daily temperature ($F_{3,1681} = 41.65, p < 0.001$), mean daily relative humidity ($F_{3,1683} = 46.36, p < 0.001$), minimum daily temperature ($F_{3,1672} = 33.98, p < 0.001$), minimum daily relative humidity ($F_{3,1680} = 42.46, p < 0.001$), maximum daily temperature ($F_{3,1679} = 72.75, p < 0.001$), maximum daily relative humidity ($F_{3,1567} = 117.72, p < 0.001$), daily temperature oscillation ($F_{3,1667} = 66.93, p < 0.001$), and daily relative humidity oscillation ($F_{3,1676} = 54.53, p < 0.001$; Appendices A and B). Mean temperature was higher in F throughout the year as compared to the other conditions ($p < 0.001$). Lower mean maximum temperatures were recorded between spring and autumn in the UF than in any managed forest conditions (R, T, and F); the F condition showed higher mean maximum temperatures in autumn and winter as compared to the other managed forest conditions ($p < 0.001$). The unmanaged forest showed lower temperature oscillations throughout the year, (except during the winter), as compared to the other forest conditions; meanwhile, F showed larger temperature oscillations during the fall as compared to the other forest conditions ($p < 0.001$ in both cases). Mean relative humidity was higher in T during summer and autumn and lower in F during these seasons as well as during the spring of 2020 as compared to the other conditions ($p < 0.001$ in both cases). The unmanaged forest showed higher minimum humidity levels during the spring of 2019 and 2020, while F showed lower minimums from autumn of 2019 to spring of 2020 ($p < 0.001$ in both cases). The unmanaged forest showed lower humidity oscillation during the spring of 2019 and 2020 as compared to all managed forest conditions, while F showed greater relative humidity oscillations during the autumn ($p < 0.001$ in both cases; Fig. 1; details in Appendix C).

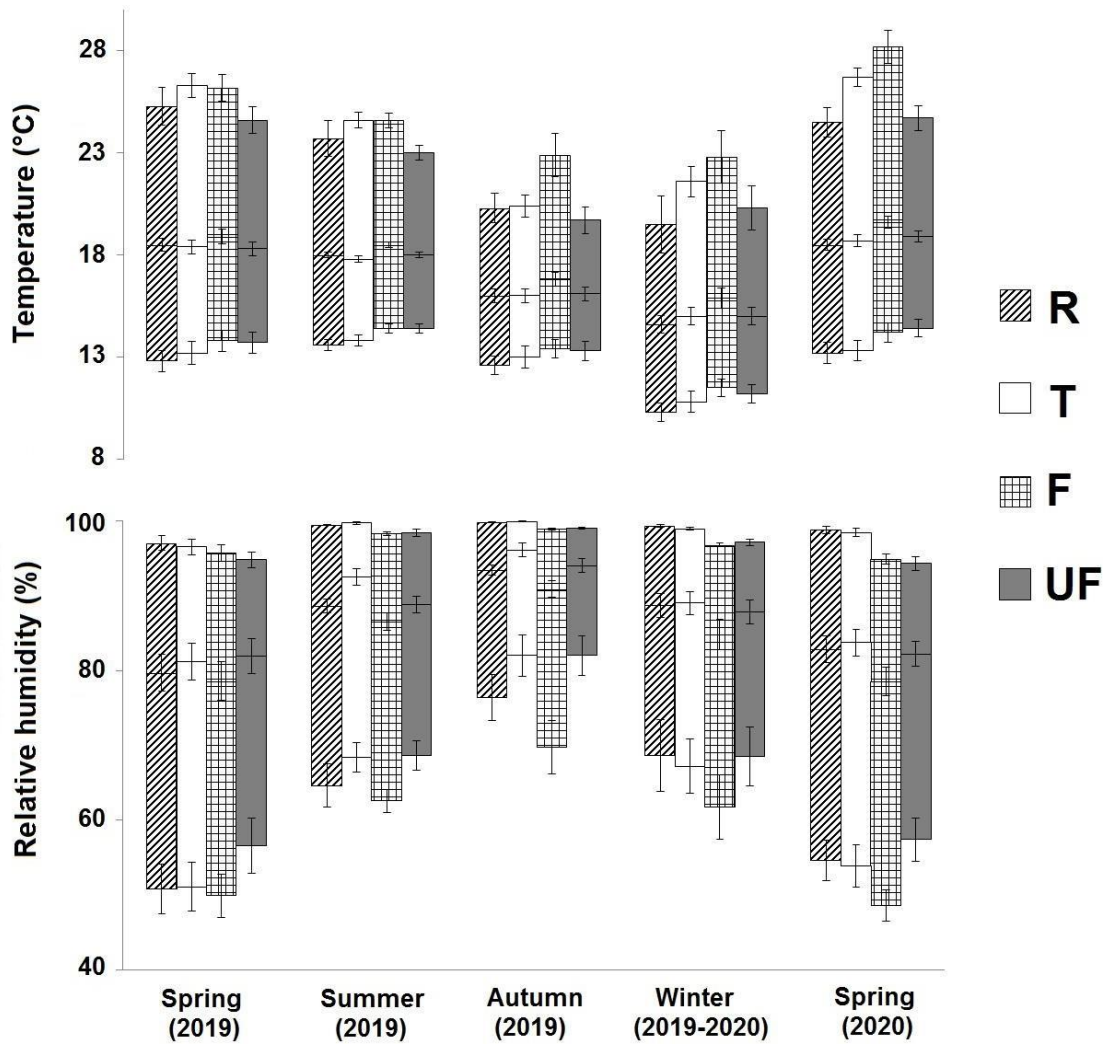


Figure 1. Temperature and relative humidity by season over a period of fourteen months in forest fragments under a cycle of silvicultural practices: release cutting (R), thinning (T), and final regeneration cutting (F), as well as in an unmanaged forest (UF). The top line of each bar indicates mean maximum values, the bottom line indicates mean minimum values, and the middle line indicates mean values. The length of each bar represents the range of oscillation between minimum and maximum values. Error bars represent 95% confidence intervals.

3.2. Forest conditions and EMF

A total of 1,387 sporomes belonging to 75 species (morphospecies) of EMF were recorded, of which 50 were represented by <10 specimens, and 21 species were represented by a single specimen (Appendix D). As a whole, in the managed forest conditions (R, T, and F), 59 of the 75 species were found, of which 39 were not observed in the UF. Meanwhile, in the unmanaged forest, 36 of the 75 species were found, 16 of which were exclusive to that forest condition; only nine species were observed in all conditions (Fig. 2). Similarity of species among all conditions was relatively low (less than half of the species), showing a simple cluster of two groups. Similarity was relatively high between the initial (R) and final (F) stages of the management cycle (0.30), as well as between the T condition and the unmanaged forest (0.33).

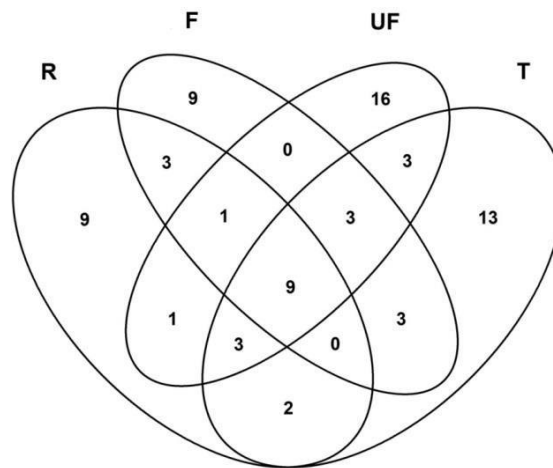


Figure 2. Species overlap of ectomycorrhizal macromycetes recorded in forest fragments under a cycle of silvicultural practices: release cutting (R), thinning (T), and final regeneration cutting (F), as well as in an unmanaged forest (UF).

268

269 Among the forest conditions, differences were found for total EMF richness (S_f ;
270 $F_{3,32} = 4.2, p < 0.05$), EMF diversity with common species (1D_f ; $F_{3,32} = 8.3, p < 0.001$), and
271 EMF diversity with dominant species (2D_f ; $F_{3,32} = 6.7, p < 0.01$). The unmanaged forest
272 showed a greater S_f , compared to the final stage (F) of the management cycle ($p < 0.05$), as
273 well as greater 1D_f and 2D_f , compared to the final and initial (R) stages ($p < 0.01$ in both
274 cases). Among the managed forest conditions, greater 1D_f and 2D_f were observed in T as
275 compared to F and R ($p < 0.05$; Table 1).

276 The canonical correspondence analysis included in its first two axes 82% of the
277 explained variance between abundance values of the sporomes and the different structural
278 attributes of forest conditions. This analysis was restricted to the core EMF species
279 observed in all forest conditions, which includes the majority of the most frequent species.
280 Ordination was principally determined by the first axis (axis 1; eigenvalue = 0.47; 60% of
281 explained variance), which showed positive coefficients for CC (0.22), S_t (0.46), and L
282 (0.58), and negative coefficients for H (-0.38) and RIV_P (-0.72). The ordination biplot
283 showed a close affinity of *Laccaria laccata*, *Lactarius* aff. *deliciosus*, and *Strobilomyces*
284 *floccopus* with high values of H and RIV_P . Meanwhile, *Cortinarius sanguineus*, *Craterellus*
285 aff. *cornucopioides*, and *Suillus* aff. *hiertellus* showed a close affinity with high values of
286 CC , L , and S_t , and *Clavulina cristata*, *Russula* aff. *foetens*, and *R. cystidiosa* showed a
287 slight affinity with high values of CC , L , and S_t (Fig. 3). These relationships were
288 confirmed by the abundance changes of these species among all forest conditions (Fig. 4).

289

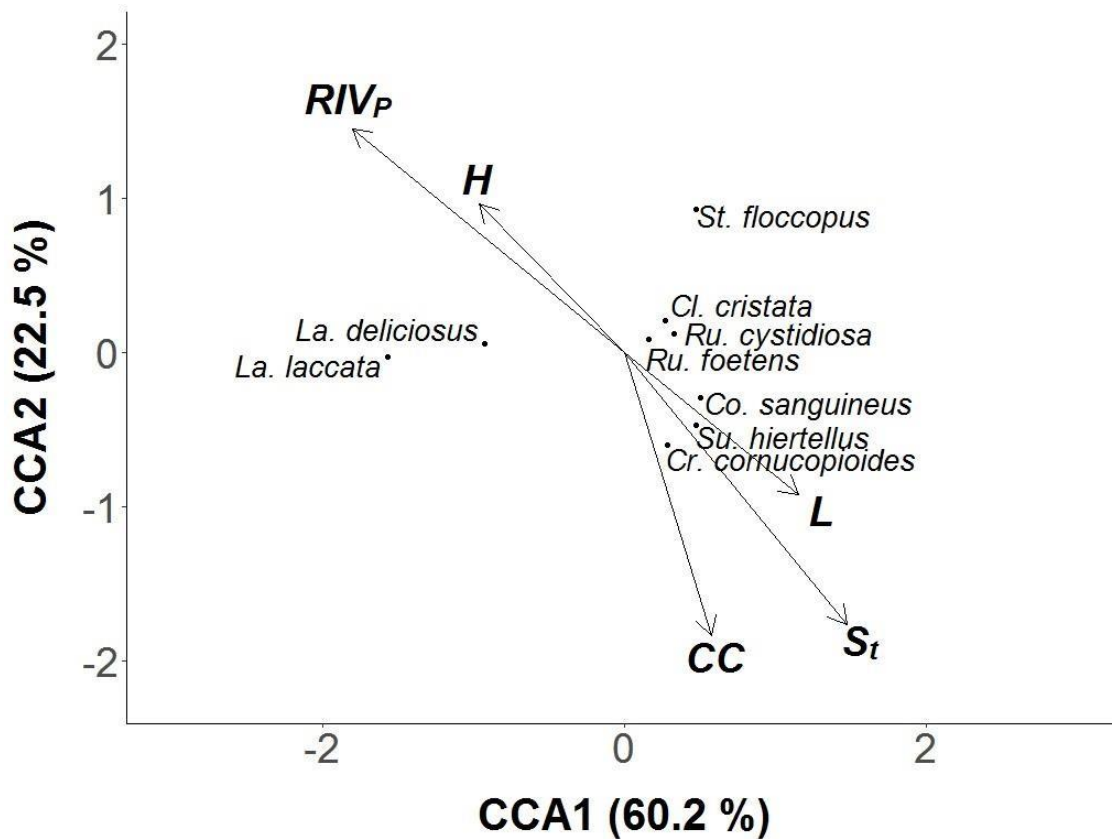


Figure 3. Canonical correspondence analysis for ordination of the most frequent species in the EMF community (*Clavulina cristata*, *Cortinarius sanguineus*, *Craterellus* aff. *cornucopioides*, *Laccaria laccata*, *Lactarius* aff. *deliciosus*, *Russula* aff. *foetens*, *Russula cystidiosa*, *Strobilomyces floccopus*, and *Suillus* aff. *hiertellus*) based on abundance of sporomes and different attributes of the forest: canopy cover (CC , %), litter cover (L , %), tree species richness (S_t), relative-importance value of *Pinus* spp. (RIV_P , %), and herbaceous cover (H , %).

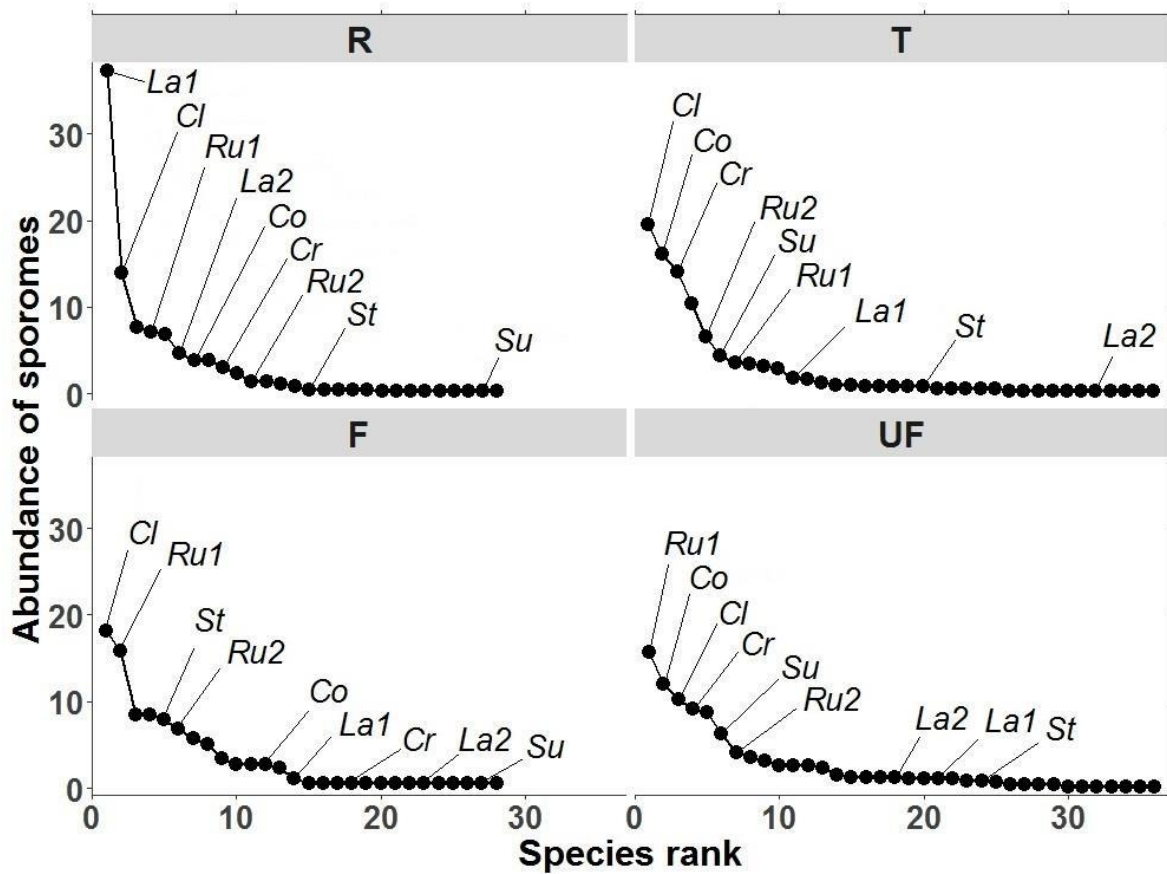


Figure 4. Rank-abundance distribution (proportion) for species of ectomycorrhizal macromycetes recorded in forest fragments under a cycle of silvicultural practices: release cutting (R), thinning (T), and final regeneration cutting (F), as well as in an unmanaged forest (UF). The identity and position of the following species are highlighted: *Clavulina cristata* (Cl), *Cortinarius sanguineus* (Co), *Craterellus* aff. *cornucopioides* (Cr), *Laccaria laccata* (La1), *Lactarius* aff. *deliciosus* (La2), *Russula* aff. *foetens* (Ru1), *Russula cystidiosa* (Ru2), *Strobilomyces floccopus* (St), and *Suillus* aff. *hiertellus* (Su).

305

306 Models A and B (Fig. 5) were obtained from the path analysis based on adequate
307 values of the following fit indexes recommended for adjustment of models with small
308 sample sizes (Hu and Bentler, 1999): comparative fit index ($CFI = 0.99$ and 0.91 ,
309 respectively), standardized root mean square residual ($SRMR = 0.03$ and 0.06 ,
310 respectively), and Akaike's information criterion ($AIC = 400.8$ and 388.9 , respectively).
311 The exploratory model A (Fig. 5a) considered canopy cover (CC) to be an exogenous
312 variable with a direct effect on tree species richness ($b = 0.49$), litter cover ($b = 0.39$),
313 herbaceous cover ($b = -0.43$), and the importance value of *Pinus* spp. ($b = -0.44$). These
314 variables were correlated among each other and their direct effects on total EMF species
315 richness were considered, as well as the indirect effect of CC on S_f ($b = 0.36$). Upon
316 simplifying the model by eliminating those variables with lesser weight or with information
317 considered to be redundant, model B was obtained (Fig. 5b). This model also showed CC to
318 be the exogenous variable with a direct effect on S_t ($b = 0.49$) and H ($b = -0.43$), which, in
319 turn, showed a correlation between each other, and their direct effects on S_f were
320 considered, as well as the indirect effect of CC on S_f ($b = 0.30$).

321

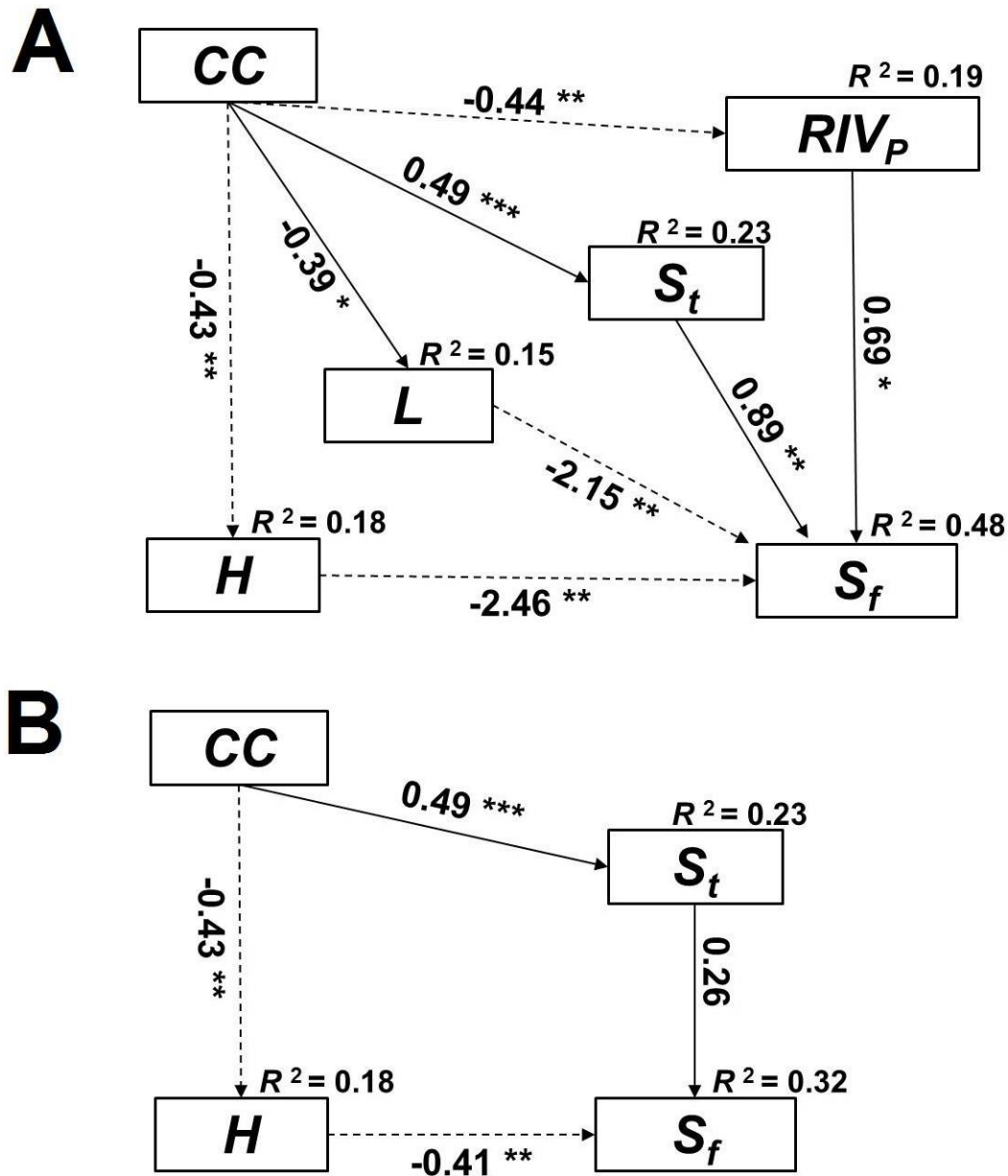


Figure 5. Exploratory (A) and final (B) models of path analysis with: canopy cover (CC, %), litter cover (L, %), tree species richness (S_t), relative-importance value of *Pinus* spp. (RIV_P , %), herbaceous cover (H, %), and species richness of ectomycorrhizal fungi (S_f). Solid arrows indicate positive relationships between variables; segmented arrows indicate negative relationships. Significance of regression coefficients: *** = $p \leq 0.0001$, ** = $p \leq 0.001$, * = $p \leq 0.05$.

4. Discussion

4.1. Effects of forest management on the EMF community

Results indicate that more advanced successional forest development associated with canopy closure creates conditions within the forest that allow for maintaining greater EMF diversity, in accordance with what has been observed in temperate forests (Bonet et al., 2004; Twieg et al., 2007; Santos-Silva et al., 2011; Spake et al., 2016). This relationship is principally mediated by a reduction of herbaceous plants on the soil surface and an increase in tree diversity (Fig. 5), along with greater microclimate stability. The final regeneration cutting, which involves the greatest opening of the canopy, presents the most extreme conditions of this gradient, followed by the release cutting stage, and finally the thinning stage, while unmanaged forest fragments present a more advanced degree of maturity.

The effects of severe reduction in canopy cover during the final cutting stage are maintained upon reinitiating the cycle (R), during which greater incidence of light favors development of herbaceous and shade-intolerant species such as *Pinus* spp. (e.g. increase in H and RIV_P), while a negative effect is generated on diversity of broadleaved tree species (Pérez-López et al., 2020). Alteration of tree diversity and forest floor attributes due to decreasing canopy cover directly reduce EMF diversity of the humid montane forest, in accordance with that observed in a variety of forest systems (Gao et al., 2015; Spake et al., 2016; Gómez-Hernández et al., 2019; Tomao et al., 2020). In a parallel manner, these processes have fostered a high level of dominance of *Pinus* spp. in forests within the region, whether as exotic (Richardson and Bond, 1991) or native components, thereby

modifying its original floristic composition (Galindo-Jaimes et al., 2002). The phylogenetic affinity of tree species could be a more important factor in defining diversity and composition of the EMF community than information expressed solely by total values of tree species richness (Nguyen et al., 2016; Otsing et al., 2021). Therefore, a more detailed evaluation covering a greater geographical area, which considers the floristic affinity of humid montane forests recognized in different regions (Quintana-Ascencio and González-Espinosa, 1993; Hartshorn, 2002) would allow for further understanding the relationships between tree and fungal components of humid tropical montane forests.

Canopy reduction due to intensive silvicultural practices propitiates more extreme temperature and humidity values (Aussenac, 2000). The results of this study confirm greater microclimatic variation on a daily basis and throughout the year in managed stands as compared to unmanaged forest fragments; this was observed to be more pronounced in those conditions resulting from the most intensive practices (F and R; Fig. 1). More extreme microclimatic conditions contribute to explain changes observed in the structure of the EMF community throughout the forest transformation process, following the effects of these microclimatic changes on the EMF community in the subsoil (Shi et al., 2002; Castaño et al., 2018).

As compared to the unmanaged forest, conditions created by highly intensive silvicultural practices ($\approx 80\%$ of adult trees removed) lead to greater dominance and lower diversity (total, common, and dominant species) of the EMF community. This relationship has been recognized as a frequent result of intensive anthropogenic disturbance (Erland and Taylor, 2002; Wallander et al., 2010). Results of the present study also indicate a marked difference between those silvicultural practices involving removal of most of the adult tree

layer in order to regenerate an even-aged cohort of *Pinus* spp. (e.g. F and R) and those involving removal of only a fraction of the adult tree layer (e.g. T), in accordance with the tendency summarized by Tomao et al. (2020) from a variety of silvicultural systems (principally in temperate latitudes). Taking into account all managed forest conditions evaluated in the present study, a significant number of relatively infrequent EMF species which are not found in unmanaged forest fragments was observed (Fig. 2). This is similar to that reported for temperate forests of central Europe by Dvořák et al. (2017), who recorded a greater EMF richness under managed conditions as compared to unmanaged forests. Nevertheless, due to possible spatial and temporal limitations of a sampling based on incidence of fruiting bodies (Dahlberg, 2001; Horton and Bruns, 2001; Erland and Taylor, 2002), as well as the low frequency of the majority of species recorded, discussion of the results obtained focuses on the most frequent species that are common among the different forest conditions and which exhibit the principal patterns observed in the process of transformation of the humid montane forests evaluated.

The core species of the EMF community show a very clear relationship with the forest attributes evaluated (Figs. 3-4). The species *Laccaria laccata* and *Lactarius* aff. *deliciosus* were dominant in those conditions resulting from the most intensive practices, and less dominant in more mature successional conditions (T and UF). However, this relationship is not evidenced in the years immediately following the most intensive practice (F), but rather is most evident only in the posterior stage (R). This pattern could result from the restrictive effects of intensive silvicultural practices on reproduction of the EMF community, which may persist for at least a decade (Durall et al., 2006; Ágreda et al., 2013). These results coincide with studies of other regions that report the genus *Laccaria* as

consisting of early successional species (Nara et al., 2003; Kranabetter et al., 2005); similarly, a high productivity of *Lactarius* has been related to conditions present in secondary forests (Bonet et al., 2004; Ágreda et al., 2013). Both genera have been previously recognized as being more dependent on production of spores than on vegetative mycelia in the soil for their reproduction (Redecker et al., 2001; Ishida et al., 2008). This ability to reproduce through propagules in the form of spores and other associated traits confers competitive advantages during the initial stages of forest succession (Nara et al., 2003; Ishida et al., 2008; Kennedy, 2010; Peay et al., 2012; Reverchon et al., 2015).

During the thinning stage, forests are restructured through canopy closure and an increase in tree diversity. Furthermore, litter cover is reestablished on the mineral soil and herbaceous plants become less dominant on the forest floor. This process is reflected in increased diversity values of the EMF community, as well as in reestablishment of dominant species composition, resulting in a structure similar to that of EMF communities present in unmanaged forests (Fig. 4). This reestablishment of dominant EMF species may occur due to recolonization through reproductive structures that have remained in the site following intensive disturbance or that originated from nearby old-growth sites (Spake et al., 2016; Varenus et al., 2016; Parladé et al., 2019). We found that *Cortinarius sanguineus*, *Craterellus* aff. *cornucopioides*, and *Suillus* aff. *hiertellus* are the dominant species in the community under these conditions (T and UF). Although the genus *Suillus* has been recognized to include species with different successional affinities, the majority of its species exhibit large amounts of vegetative mycelium (Dahlberg and Stenlid, 1994; Bonello et al., 1998), which is a trait frequently associated with late successional species (Ágreda et al., 2014). Similarly, the genus *Cortinarius* has been associated with late

418 successional conditions in forests of different latitudes (Lazaruk et al., 2005; Ishida et al.,
419 2008). Species of this genus play an important role in degradation and nutrient cycling,
420 which are important processes of old-growth forests (Kyaschenko et al., 2017). However,
421 these species are particularly sensitive to intensive management due to their dependence on
422 the availability of large amounts of vegetative mycelium in the soil (Dahlberg, 2001).

423 Forest transformation toward more advanced stages of successional maturity
424 starting from the thinning stage is truncated by the final cutting. This involves replacement
425 of previously dominant EMF species (e.g. *Cortinarius* spp. and *Suillus* spp.), while the
426 presence of other species (e.g. *Laccaria* spp. and *Lactarius* spp.) is favored by new
427 conditions resulting from more intensive silvicultural practices. This process could be
428 generated by reduction in the availability of inoculum (reproductive mycelia in the soil) of
429 the dominant species, as observed following affectation of their host tree species (Jones et
430 al., 2003; Lazaruk et al., 2005; Collado et al., 2020). Another factor associated with this
431 replacement of EMF species is the relationship between those species with metabolic
432 affinity for organic forms of nitrogen (N), widely present in soils rich in humus (e.g.
433 *Cortinarius* spp.) and those nitrophilic species which principally use inorganic forms of N
434 (e.g. *Laccaria* spp. and *Lactarius* spp.), where the former are displaced by the latter in a
435 relationship mostly dependent on the availability of those forms of N (Morrison et al.,
436 2016; Corrales et al., 2017). More intensive silvicultural practices contribute to this shifting
437 of the structure of EMF communities, possibly upon altering available forms of N in the
438 forest stands. It has been reported that different EMF species have affinity for specific
439 forest successional stages largely due to their capacity to assimilate N (Vaario and
440 Matsushita, 2021). Species such as *Clavulina cristata*, *Russula* aff. *foetens*, and *R.*

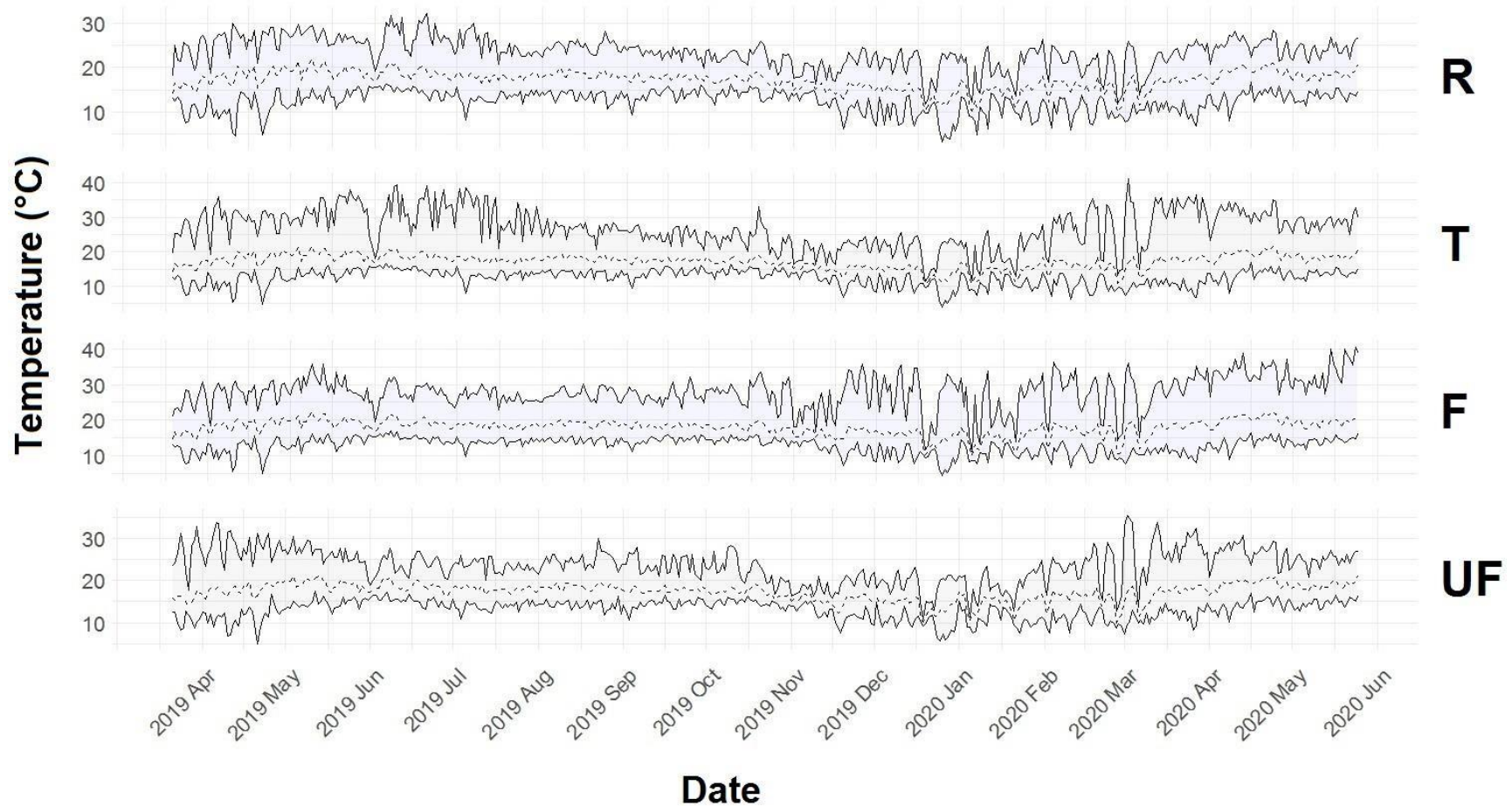
cystidiosa, which were very common in all forest conditions evaluated, appear to be less affected by highly intensive silvicultural practices. Further autoecological work on fungi species of tropical mountain forests is badly needed to set the priority of these and other possible mechanisms of species replacement.

Intensive silvicultural practices in humid montane forests have significant consequences on EMF diversity, which in turn may lead to a loss of desirable ecological attributes for the functioning of forest systems (Koide et al., 2007; Ruckli et al., 2016). Therefore, there is a need to evaluate the possible ecological functions of relatively rare species, as is the case of the majority of the EMF species in the system studied, particularly those observed only in the unmanaged forest fragments, which could disappear locally due to their low abundance and the high level of anthropogenic disturbance on forests within the region (Cayuela et al., 2006; González-Espinosa and Ramírez-Marcial, 2013). Furthermore, the unmanaged forest fragments evaluated in this study contain only a fraction of the tree species diversity expected in old-growth humid tropical montane forests of the region and in other with similar conditions in southern Mexico and Central America (Ramírez-Marcial et al., 2001; González-Espinosa et al., 2011; Toledo-Aceves et al., 2011; Pérez-López et al., 2020). It is important to understand the impact of intensive forest management on the EMF community in order to assess the generalized transformation of landscapes previously occupied by humid montane forest. The results of this study suggest that fostering old-growth forest conditions near areas under frequent intensive forest management should be considered as part of a strategy to preserve EMF diversity, as well as the tree diversity with which EMF are associated in order to preserve their functional services in humid tropical montane forests.

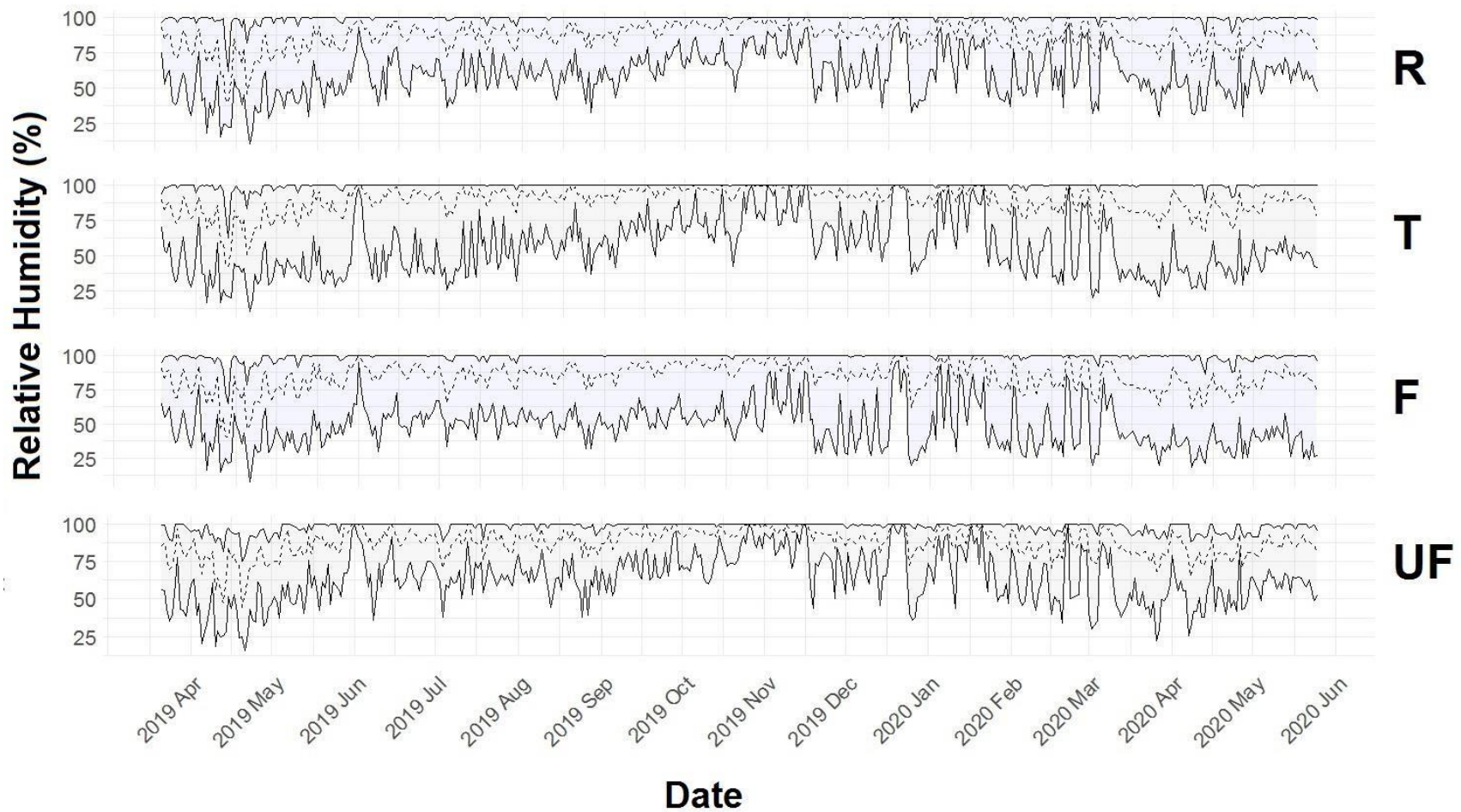
464 5. Conclusion

465 The present study indicates a close relationship between the forest conditions
466 evaluated and the EMF community. Results suggest that altering canopy cover through its
467 influence on the characteristics of the site is the factor with the greatest consequences on
468 diversity and composition of the EMF community. While the identity of the dominant EMF
469 species is modified by initial intensive forest management practices, it is reestablished in
470 later stages of the successional gradient studied. Conditions associated with later
471 successional stages allowed for the maintenance of more diverse communities, while highly
472 intensive silvicultural practices were found to lead to a reduction in EMF diversity. There is
473 a pressing need to further understand the functional role of relatively infrequent species that
474 conform the majority of EMF diversity of humid tropical montane forests. Results of the
475 present study highlight the importance of maintaining areas with little anthropogenic
476 disturbance in humid montane forests in order to conserve their fungal diversity.

477 Appendices



478 Appendix A. Daily temperature recorded over a period of fourteen months in forest fragments under a cycle of silvicultural practices: release cutting (R), thinning
 479 (T), and final regeneration cutting (F), as well as in an unmanaged forest (UF). The upper solid line in each series indicates maximum daily values; the lower
 480 solid line indicates minimum daily values; the segmented line indicates mean daily values. The shaded area in each series represents the range of oscillation
 481 between maximum and minimum values.



482 Appendix B. Daily relative humidity recorded over a period of fourteen months in forest fragments under a cycle of silvicultural practices: release cutting (R),
 483 thinning (T), and final regeneration cutting (F), as well as in an unmanaged forest (UF). The upper solid line in each series indicates maximum daily values; the
 484 lower solid line indicates minimum daily values; the segmented line indicates mean values. The shaded area in each series represents the range of oscillation
 485 between maximum and minimum values.

Appendix C. Mean values (± 1 S.E) for temperature (T), relative humidity (RH), minimum temperature (MnT), minimum relative humidity ($MnRH$), maximum temperature (MxT), maximum relative humidity ($MxRH$), temperature oscillation (TO), and relative humidity oscillation (RHO) by season recorded over a period of fourteen months in forest fragments under a cycle of silvicultural practices: release cutting (R), thinning (T), and final regeneration cutting (F), as well as in an unmanaged forest (UF).

		Spring 2019	Summer 2019	Autumn 2019	Winter 2019-2020	Spring 2020
T (°C)	R	18.5 $\pm$ 0.1 (a)	18 $\pm$ 0.04 (a)	16 $\pm$ 0.09 (a)	14.6 $\pm$ 0.13 (a)	18.5 $\pm$ 0.1 (a)
	T	18.4 $\pm$ 0.09 (a)	17.8 $\pm$ 0.04 (b)	16 $\pm$ 0.09 (a)	15 $\pm$ 0.13 (a)	18.7 $\pm$ 0.09 (ab)
	F	18.9 $\pm$ 0.1 (b)	18.5 $\pm$ 0.05 (c)	16.8 $\pm$ 0.11 (b)	15.9 $\pm$ 0.16 (b)	19.6 $\pm$ 0.11 (c)
	UF	18.3 $\pm$ 0.09 (a)	18 $\pm$ 0.04 (a)	16.1 $\pm$ 0.1 (a)	15 $\pm$ 0.13 (a)	18.9 $\pm$ 0.08 (b)
MnT (°C)	R	12.8 $\pm$ 0.16 (a)	13.6 $\pm$ 0.07 (a)	12.6 $\pm$ 0.14 (a)	10.3 $\pm$ 0.16 (a)	13.2 $\pm$ 0.17 (a)
	T	13.2 $\pm$ 0.15 (ab)	13.8 $\pm$ 0.07 (a)	13 $\pm$ 0.12 (ab)	10.8 $\pm$ 0.12 (ab)	13.3 $\pm$ 0.14 (a)
	F	13.8 $\pm$ 0.13 (c)	14.4 $\pm$ 0.06 (b)	13.4 $\pm$ 0.11 (b)	11.5 $\pm$ 0.11 (c)	14.2 $\pm$ 0.11 (b)
	UF	13.7 $\pm$ 0.13 (bc)	14.4 $\pm$ 0.06 (b)	13.3 $\pm$ 0.12 (b)	11.2 $\pm$ 0.11 (bc)	14.4 $\pm$ 0.11 (b)
MxT (°C)	R	25.3 $\pm$ 0.17 (a)	23.7 $\pm$ 0.1 (a)	20.3 $\pm$ 0.16 (a)	19.5 $\pm$ 0.23 (a)	24.5 $\pm$ 0.15 (a)
	T	26.3 $\pm$ 0.26 (ab)	24.6 $\pm$ 0.23 (ab)	20.4 $\pm$ 0.2 (a)	21.6 $\pm$ 0.34 (b)	26.7 $\pm$ 0.27 (b)
	F	26.2 $\pm$ 0.2 (b)	24.6 $\pm$ 0.13 (b)	22.9 $\pm$ 0.28 (b)	22.8 $\pm$ 0.35 (c)	28.2 $\pm$ 0.32 (b)
	UF	24.6 $\pm$ 0.18 (c)	23 $\pm$ 0.1 (c)	19.7 $\pm$ 0.16 (c)	20.3 $\pm$ 0.26 (ab)	24.7 $\pm$ 0.16 (a)
TO (°C)	R	12.5 $\pm$ 0.24 (a)	10 $\pm$ 0.14 (a)	7.6 $\pm$ 0.2 (a)	9.1 $\pm$ 0.3 (ab)	11.3 $\pm$ 0.25 (b)

<i>RH (%)</i>	T	13.1 ±0.31 (a)	10.7 ±0.26 (a)	7.3 ±0.22 (a)	10.7 ±0.37 (ac)	13.3 ±0.33 (a)
	F	12.3 ±0.23 (a)	9.8 ±0.18 (a)	9.5 ±0.3 (b)	11.3 ±0.33 (c)	13.9 ±0.32 (a)
	UF	10.8 ±0.24 (b)	8.5 ±0.12 (b)	6.3 ±0.16 (c)	9 ±0.27 (b)	10.3 ±0.2 (c)
	R	79.7 ±0.73 (ab)	88.6 ±0.33 (a)	93.4 ±0.29 (a)	88.7 ±0.52 (a)	82.8 ±0.63 (a)
	T	81.2 ±0.73 (ab)	92.5 ±0.3 (b)	96.1 ±0.22 (b)	89 ±0.48 (a)	83.7 ±0.56 (a)
	F	78.6 ±0.78 (a)	86.5 ±0.41 (c)	90.9 ±0.4 (c)	84.8 ±0.68 (b)	78.5 ±0.69 (b)
	UF	81.9 ±0.70 (b)	88.8 ±0.34 (a)	94 ±0.27 (a)	87.8 ±0.48 (ab)	82.2 ±0.49 (a)
	R	50.8 ±0.99 (a)	64.6 ±0.6 (a)	76.4 ±0.82 (b)	68.6 ±1.23 (a)	54.6 ±1.03 (a)
	T	51.1 ±0.12 (a)	68.4 ±0.91 (b)	82 ±0.88 (a)	67.2 ±1.29 (a)	53.9 ±1.11 (a)
	F	49.9 ±1.06 (a)	62.6 ±0.72 (a)	69.8 ±1.14 (c)	61.8 ±1.34 (b)	48.6 ±1.11 (b)
	UF	56.6 ±1.09 (b)	68.6 ±0.63 (b)	82 ±0.72 (a)	68.5 ±1.08 (a)	57.4 ±0.87 (c)
	R	97 ±0.34 (a)	99.4 ±0.09 (a)	99.8 ±0.03 (a)	99.3 ±0.09 (a)	98.8 ±0.22 (a)
<i>MxRH (%)</i>	T	96.5 ±0.35 (ab)	99.7 ±0.06 (a)	99.9 ±0.01 (a)	98.9 ±0.12 (a)	98.4 ±0.2 (a)
	F	95.7 ±0.41 (b)	98.3 ±0.16 (b)	98.9 ±0.11 (b)	96.8 ±0.29 (b)	94.9 ±0.34 (b)
	UF	94.8 ±0.38 (c)	98.4 ±0.16 (b)	99 ±0.08 (c)	97.1 ±0.18 (b)	94.3 ±0.29 (b)
	R	46.2 ±0.88 (a)	35.3 ±0.58 (a)	23.3 ±0.81 (b)	30.7 ±1.2 (ab)	44.2 ±0.96 (a)
<i>RHO (%)</i>	T	45.5 ±1.02 (a)	31.3 ±0.9 (b)	17.9 ±0.88 (a)	31.6 ±1.27 (ab)	44.5 ±1.07 (a)
	F	45.8 ±0.89 (a)	34.5 ±0.76 (a)	29.1 ±1.12 (c)	34.9 ±1.22 (a)	46.2 ±0.93 (a)

UF	38.2 ±0.89 (b)	29.7 ±0.58 (b)	17 ±0.69 (a)	28.6 ±0.97 (b)	36.9 ±0.76 (b)
----	----------------	----------------	--------------	----------------	----------------

For each variable, values within the same column followed by different letters indicate significant differences with the post hoc tests of means ($p < 0.05$).

Appendix D. Ectomycorrhizal species (morphospecies) of macromycetes by family and number of sporomes recorded over two consecutive years (2018-2019) in forest fragments under a cycle of silvicultural practices: release cutting (R), thinning (T), and final regeneration cutting (F), as well as in an unmanaged forest (UF).

	R	T	F	UF
Amanitaceae				
<i>Amanita</i> aff. <i>americrocea</i>	0	0	0	1
<i>Amanita</i> aff. <i>amerifulva</i>	0	0	0	4
<i>Amanita</i> aff. <i>amerirubescens</i>	0	4	1	2
<i>Amanita</i> aff. <i>arocheae</i>	0	1	0	1
<i>Amanita</i> aff. <i>bisporigera</i>	0	1	0	1
<i>Amanita</i> aff. <i>fulva</i>	0	0	0	1
<i>Amanita</i> aff. <i>ocreata</i>	0	0	0	11
<i>Amanita</i> aff. <i>ocreata</i> 2	0	0	1	0
<i>Amanita</i> aff. <i>vaginata</i>	0	0	0	6
<i>Amanita arocheae</i> Tulloss, Ovrebo & Halling, (1992)	1	4	0	16
<i>Amanita bisporigera</i> G.F. Atk., (1906)	2	0	0	0
<i>Amanita flavoconia</i> G.F. Atk., (1902)	0	2	0	0
<i>Amanita flavorubescens</i> G.F. Atk., (1902)	11	3	0	0
<i>Amanita muscaria</i> var. <i>guessowii</i> Veselý [as 'güssowii'], (1933)	2	0	0	0
<i>Amanita polypyramis</i> (Berk. & M.A. Curtis) Sacc., (1887)	1	0	5	12
<i>Amanita xylinivolvula</i> Tulloss, Ovrebo & Halling, (1992)	3	13	0	5
Boletaceae				
<i>Austroboletus gracilis</i> (Peck) Wolfe, (1980) [1979]	0	0	0	14
<i>Austroboletus</i> sp.	1	0	0	0
<i>Boletus</i> aff. <i>aestivalis</i>	2	0	0	0
<i>Boletus</i> aff. <i>luridus</i>	0	0	0	1

<i>Boletus</i> aff. <i>subvelutipes</i>	0	0	0	6
<i>Boletus</i> aff. <i>variipes</i>	0	0	0	40
<i>Boletus curtisii</i> Berk., (1853)	1	0	0	0
<i>Phylloporus</i> sp.	0	0	15	0
<i>Phylloporus</i> sp. 2	0	1	1	0
<i>Phylloporus</i> sp. 3	0	1	0	0
<i>Strobilomyces floccopus</i> (Vahl) P. Karst., (1882)	5	3	14	4
Cortinariaceae				
<i>Cortinarius</i> aff. <i>glutinosoarmillatus</i>	0	0	0	2
<i>Cortinarius sanguineus</i> (Wulfen) Gray [as ' <i>Cortinaria sanguinea</i> '], (1821)	14	62	5	55
<i>Cortinarius semisanguineus</i> (Fr.) Gillet, (1876) [1878]	0	1	0	0
<i>Cortinarius</i> sp.	0	1	0	0
<i>Cortinarius</i> sp. 2	0	3	0	0
<i>Cortinarius</i> sp. 3	0	2	0	0
<i>Cortinarius</i> sp. 4	0	1	0	0
<i>Cortinarius</i> sp. 5	0	2	0	0
<i>Cortinarius</i> sp. 6	1	0	0	0
<i>Cortinarius</i> sp. 7	5	0	0	0
<i>Cortinarius violaceus</i> (L.) Gray, (1821)	0	6	0	0
Gyroporaceae				
<i>Gyroporus castaneus</i> (Bull.) Quél., (1886)	0	0	0	1
Gomphidiaceae				
<i>Chroogomphus</i> aff. <i>utilus</i>	0	5	1	0
Hydnaceae				
<i>Clavulina</i> aff. <i>cinérea</i>	0	11	5	12

<i>Clavulina cristata</i> (Holmsk.) J. Schröt., (1888) [1889]	51	75	32	47
<i>Clavulina</i> sp.	0	2	0	0
<i>Craterellus</i> aff. <i>cornucopioides</i>	14	54	1	42
<i>Craterellus tubaeformis</i> (Fr.) Quél., (1888)	28	40	0	5
<i>Hydnum</i> aff. <i>repandum</i>	0	0	0	7
Hydnangiaceae				
<i>Laccaria amethystina</i> Cooke (1884)	0	0	15	0
<i>Laccaria laccata</i> (Scop.) Cooke (1884)	137	7	2	5
Hygrophoraceae				
<i>Hygrophorus</i> sp.	0	3	1	0
Inocybaceae				
<i>Inocybe geophylla</i> var. <i>lilacina</i> (Peck) Gillet [as 'lilacinus'], (1876) [1878]	0	3	0	2
<i>Inocybe</i> sp.	0	0	1	0
<i>Inocybe</i> sp. 2	0	1	0	0
<i>Inocybe</i> sp. 3	0	0	1	0
<i>Inocybe</i> sp. 4	0	0	4	0
Russulaceae				
<i>Lactarius</i> aff. <i>corrugis</i>	0	12	1	6
<i>Lactarius</i> aff. <i>deliciosus</i>	17	1	1	6
<i>Lactarius</i> aff. <i>rubidus</i>	0	0	6	0
<i>Lactarius</i> sp.	0	0	0	2
<i>Lactarius</i> sp. 2	0	0	0	1
<i>Lactarius</i> sp. 3	2	0	0	12
<i>Lactarius</i> sp. 4	0	0	1	0
<i>Russula</i> aff. <i>foetens</i>	26	14	28	72

<i>Russula cystidiosa</i> Murrill, (1940)	9	25	12	19
<i>Russula</i> sp.	0	0	1	0
<i>Russula</i> sp. 2	0	0	0	5
<i>Russula</i> sp. 3	0	1	0	0
Sclerodermataceae				
<i>Pisolithus arenarius</i> Alb. & Schwein., (1805)	1	0	0	0
<i>Scleroderma texense</i> Berk., (1845)	4	0	9	0
Suillaceae				
<i>Suillus</i> aff. <i>hiertellus</i>	1	17	1	29
<i>Suillus brevipes</i> (Peck) Kuntze, (1898)	25	0	1	0
<i>Suillus cothurnatus</i> Singer, (1945)	2	1	0	0
<i>Suillus</i> sp.	1	0	0	0
Helvellaceae				
<i>Helvella</i> aff. <i>crispa</i>	0	0	0	3
<i>Helvella cupuliformis</i> Dissing & Nannf., (1966)	1	0	10	0
Pyronemataceae				
<i>Humaria hemisphaerica</i> (F.H. Wigg.) Fuckel, (1870) [1869-70]	0	2	0	0
Total number of species	28	36	28	36
Total number of sporomes	368	385	176	458

489 **Acknowledgements**

490 This work was supported with funds granted by The Rufford Foundation (grant
491 number 25259-1) and funds assigned to MGE by El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
492 RIPL received a scholarship for doctoral studies (registration number 555290) from El
493 Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT). Dr. Alejandro Velázquez-
494 Martínez (Programa Forestal, Colegio de Postgraduados) provided advice on naming the
495 silvicultural practices. Special thanks to Henry Eustorgio Castañeda Ocaña for his support
496 during fieldwork and to the owners of the properties for facilitating access to the study
497 sites.

498 **References**

- 499 Ágreda, T., Cisneros, Ó., Águeda, B., Fernández-Toirán, L.M., 2013. Age class influence
500 on the yield of edible fungi in a managed Mediterranean forest. *Mycorrhiza* 24, 143–
501 152. <https://doi.org/10.1007/s00572-013-0522-y>
- 502
- 503 Aponte, C., García, L. V, Marañón, T., Gardes, M., 2010. Indirect host effect on
504 ectomycorrhizal fungi: Leaf fall and litter quality explain changes in fungal
505 communities on the roots of co-occurring Mediterranean oaks. *Soil Biol. Biochem.* 42,
506 788–796. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.01.014>
- 507
- 508 Aussenac, G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological
509 aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.* 57, 287–301.
510 <https://doi.org/10.1051/forest:2000119>
- 511 Bonello, P., Bruns, T.D., Gardes, M., 1998. Genetic structure of a natural population of the

512 ectomycorrhizal fungus *Suillus pungens*. New Phytol. 138, 533–542.
 513 <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00122.x>

514 Bonet, J.A., Fischer, C.R., Colinas, C., 2004. The relationship between forest age and
 515 aspect on the production of sporocarps of ectomycorrhizal fungi in *Pinus sylvestris*
 516 forests of the central Pyrenees. For. Ecol. Manage. 203, 157–175.
 517 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.063>

518 Bonet, J.A., Palahí, M., Colinas, C., Pukkala, T., Fischer, C.R., Miina, J., Martínez de
 519 Aragón, J., 2010. Modelling the production and species richness of wild mushrooms in
 520 pine forests of the Central Pyrenees in northeastern Spain. Can. J. For. Res. 40, 347–
 521 356. <https://doi.org/10.1139/X09-198>

522 Booth, D.T., Cox, S.E., Berryman, R.D., 2006. Point sampling digital imagery with
 523 “SamplePoint.” Environ. Monit. Assess. 123, 97–108. [https://doi.org/10.1007/s10661-](https://doi.org/10.1007/s10661-005-9164-7)
 524 [005-9164-7](https://doi.org/10.1007/s10661-005-9164-7)

525 Breedlove, D.E., 1981. Introduction to the Flora of Chiapas, Flora of Chiapas, Part 1.
 526 California Academy of Sciences, San Francisco.

527 Bruijnzeel, L.A., Kappelle, M., Mulligan, M., Scatena, F.N., 2011. Tropical montane cloud
 528 forests: state of knowledge and sustainability perspectives in a changing world, in:
 529 Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N., Hamilton, L.S.E. (Eds.), Tropical Montane Cloud
 530 Forests: Science for Conservation and Management, International Hydrology Series.
 531 Cambridge University Press, New York, pp. 691–740.
 532 <https://doi.org/10.1017/CBO9780511778384.074>

533 Cabrelli, D., Rebottaro, S., Effron D., 2006. Caracterización del dosel forestal y del
534 microambiente lumínico en rodales con diferente manejo, utilizando fotografía
535 hemisférica. *Quebracho* 13, 17-25. <https://www.redalyc.org/pdf/481/48101302.pdf>

536 Castaño, C., Lindahl, B.D., Alday, J.G., Hagenbo, A., de Aragón, J., Parladé, J., Pera, J.,
537 Bonet, J.A., 2018. Soil microclimate changes affect soil fungal communities in a
538 Mediterranean pine forest. *New Phytol.* 220, 1211–1221.
539 <https://doi.org/10.1111/nph.15205>

540 Cayuela, L., Golicher, D.J., Benayas, J.M.R., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N.,
541 2006. Fragmentation, disturbance and tree diversity conservation in tropical montane
542 forests. *J. Appl. Ecol.* 43, 1172–1181. [https://doi.org/10.1111/j.1365-](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01217.x)
543 [2664.2006.01217.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01217.x)

544 Chanona-Gómez, F., Andrade-Gallegos, R.H., Castellanos-Albores, J., Sánchez, J.E., 2007.
545 Macromicetos del Parque Educativo Laguna Bélgica, municipio de Ocozocoautla de
546 Espinosa, Chiapas, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 78, 369–381.
547 <https://doi.org/10.7550/rmb.5338>

548 Chanona-Gómez, F., Gutiérrez Álvarez, P.E., Pérez-Luna, Y. del C., 2019. Macromycetes
549 of the San José educational park, municipality of Zinacantan, Chiapas, Mexico. *Acta*
550 *Univ.* 29, 1–13. <https://doi.org/10.15174/au.2019.2127>

551 Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K., Ellison, A.M.,
552 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and
553 estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.* 84, 45–67.
554 <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>

555 Chaudhary, A., Burivalova, Z., Koh, L.P., Hellweg, S., 2016. Impact of forest management
556 on species richness: global meta-analysis and economic trade-offs. *Sci. Rep.* 6, 23954.
557 <https://doi.org/10.1038/srep23954>

558 Collado, E., Castaño, C., Bonet, J.A., Hagenbo, A., de Aragón, J.M., De-Miguel, S., 2020.
559 Divergent above-and below-ground responses of fungal functional groups to forest
560 thinning. *Soil Biol. Biochem.* 150, 108010.
561 <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108010>

562 Comandini, O., Rinaldi, A.C., Kuyper, T.W., 2012. Measuring and estimating
563 ectomycorrhizal fungal diversity: a continuous challenge, in: Pagano, M. (Ed.),
564 Mycorrhiza: occurrence in natural and restored environments. Nova Science
565 Publishers, New York, pp. 165-200.

566 Conn, C., Dighton, J., 2000. Litter quality influences on decomposition, ectomycorrhizal
567 community structure and mycorrhizal root surface acid phosphatase activity. *Soil Biol.*
568 *Biochem.* 32, 489–496. [https://doi.org/10.1016/s0038-0717\(99\)00178-9](https://doi.org/10.1016/s0038-0717(99)00178-9)

569 Corrales, A., Turner, B.L., Tedersoo, L., Anslan, S., Dalling, J.W., 2017. Nitrogen addition
570 alters ectomycorrhizal fungal communities and soil enzyme activities in a tropical
571 montane forest. *Fungal Ecol.* 27, 14–23. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2017.02.004>

572 Courty, P.-E., Buée, M., Diedhiou, A.G., Frey-Klett, P., Le Tacon, F., Rineau, F., Turpault,
573 M.-P., Uroz, S., Garbaye, J., 2010. The role of ectomycorrhizal communities in forest
574 ecosystem processes: new perspectives and emerging concepts. *Soil Biol. Biochem.*
575 42, 679–698. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.12.006>

576 Dahlberg, A., Stenlid, J.A.N., 1994. Size, distribution and biomass of genets in populations
 577 of *Suillus bovinus* (L.: Fr.) Roussel revealed by somatic incompatibility. New Phytol.
 578 128, 225–234. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb04006.x>

579 Dahlberg, A., 2001. Community ecology of ectomycorrhizal fungi: an advancing
 580 interdisciplinary field. New Phytol. 150, 555–562. [https://doi.org/10.1046/j.1469-](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00142.x)
 581 [8137.2001.00142.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00142.x)

582 de-Miguel, S., Bonet, J.A., Pukkala, T., Martínez de Aragón, J., 2014. Impact of forest
 583 management intensity on landscape-level mushroom productivity: A regional model-
 584 based scenario analysis. For. Ecol. Manage. 330, 218–227.
 585 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.014>

586 Dove, N.C., Keeton, W.S., 2015. Structural complexity enhancement increases fungal
 587 species richness in northern hardwood forests. Fungal Ecol. 13, 181–192.
 588 <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.09.009>

589 Durall, D.M., Gamiet, S., Simard, S.W., Kudrna, L., Sakakibara, S.M., 2006. Effects of
 590 clearcut logging and tree species composition on the diversity and community
 591 composition of epigeous fruit bodies formed by ectomycorrhizal fungi. Botany 84,
 592 966–980. <https://doi.org/10.1139/b06-045>

593 Dvořák, D., Vašutová, M., Hofmeister, J., Beran, M., Hošek, J., Běťák, J., Burel, J.,
 594 Deckerová, H., 2017. Macrofungal diversity patterns in central European forests
 595 affirm the key importance of old-growth forests. Fungal Ecol. 27, 145–154.
 596 <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.12.003>

597 Erland, S., Taylor, A.F.S., 2002. Diversity of ectomycorrhizal fungal communities in
 598 relation to the abiotic environment, in: van der Heijden, M.G.A., Sanders, I.R. (Eds.),
 599 Mycorrhizal Ecology. Springer, Berlin, pp. 163–200. [https://doi.org/10.1007/978-3-](https://doi.org/10.1007/978-3-540-38364-2_7)
 600 [540-38364-2_7](https://doi.org/10.1007/978-3-540-38364-2_7)

601 Galindo-Jaimes, L., González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P., García-Barrios, L.,
 602 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by
 603 *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, Mexico. Plant Ecol. 162, 259–272.
 604 <https://doi.org/10.1023/A:1020309004233>

605 Gao, C., Zhang, Y., Shi, N., Zheng, Y., Chen, L., Wubet, T., Bruelheide, H., Nadrowski,
 606 K., Both, S., 2015. Community assembly of ectomycorrhizal fungi along a subtropical
 607 secondary forest succession. New Phytol. 205, 771–785.
 608 <https://doi.org/10.1111/nph.13068>

609 García, E., 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, 5th ed.
 610 Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.

611 Gómez-Hernández, M., Ramírez-Antonio, K.G., Gándara, E., 2019. Ectomycorrhizal and
 612 wood-decay macromycete communities along development stages of managed *Pinus*
 613 *patula* stands in Southwest Mexico. Fungal Ecol. 39, 109–116.
 614 <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.12.007>

615 González-Espinosa, M., Meave, J.A., Lorea-Hernández, F.G., Ibarra-Manríquez, G.,
 616 Newton, A.C., 2011. The Red List of Mexican Cloud Forest Trees. Fauna & Flora
 617 International, Cambridge.

618 González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., 2013. Comunidades vegetales terrestres, in:
619 Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Ed.), La
620 Biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado Vol. 2. Comisión Nacional para el
621 Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Gobierno del Estado de Chiapas, Mexico
622 City, pp. 21–42.

623 Hartmann, M., Howes, C.G., VanInsberghe, D., Yu, H., Bachar, D., Christen, R., Nilsson,
624 R.H., Hallam, S.J., Mohn, W.W., 2012. Significant and persistent impact of timber
625 harvesting on soil microbial communities in Northern coniferous forests. ISME J. 6,
626 2199–2218. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.84>

627 Hartshorn, G.S., 2002. Biogeografía de los bosques neotropicales, in: Guariguata, M.R.,
628 Kattan, G.H. (Eds.), Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. Editorial
629 Tecnológica de Costa Rica, Cartago, pp. 59–81.

630 Hobbie, J.E., Hobbie, E.A., 2006. 15N in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and
631 carbon flux rates in arctic tundra. Ecology 87, 816–822. [https://doi.org/10.1890/0012-](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[816:NISFAP]2.0.CO;2)
632 [9658\(2006\)87\[816:NISFAP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[816:NISFAP]2.0.CO;2)

633 Horton, T.R., Bruns, T.D., 2001. The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology:
634 peeking into the black-box. Mol. Ecol. 10, 1855–1871. [https://doi.org/10.1046/j.0962-](https://doi.org/10.1046/j.0962-1083.2001.01333.x)
635 [1083.2001.01333.x](https://doi.org/10.1046/j.0962-1083.2001.01333.x)

636 Hu, L., Bentler, P.M., 1999. Cutoff criteria for fit indexes in covariance structure analysis:
637 Conventional criteria versus new alternatives. Struct. Equ. Model. A Multidiscip. J. 6,
638 1–55. <https://doi.org/10.1080/10705519909540118>

639 Hutchison, B.A., Matt, D.R., 1977. The distribution of solar radiation within a deciduous
 640 forest. *Ecol. Monogr.* 47,185-207. <https://doi.org/10.2307/1942616>
 641 Index Fungorum, 2020. Index Fungorum. CABI, CBS and Landcare Research.
 642 <http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp> (accessed 19 February 2020).
 643 INEGI, 2007. Conjunto de datos vectorial edafológico.
 644 <https://www.inegi.org.mx/temas/edafologia/> (accessed 29 October 2020).
 645 Ishida, T.A., Nara, K., Hogetsu, T., 2007. Host effects on ectomycorrhizal fungal
 646 communities: Insight from eight host species in mixed conifer-broadleaf forests. *New*
 647 *Phytol.* 174, 430–440. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02016.x>
 648 Ishida, T.A., Nara, K., Tanaka, M., Kinoshita, A., Hogetsu, T., 2008. Germination and
 649 infectivity of ectomycorrhizal fungal spores in relation to their ecological traits during
 650 primary succession. *New Phytol.* 180, 491–500. [https://doi.org/10.1111/j.1469-](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02572.x)
 651 [8137.2008.02572.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02572.x)
 652 Jones, M.D., Durall, D.M., Cairney, J.W.G., 2003. Ectomycorrhizal fungal communities in
 653 young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytol.* 157, 399–422.
 654 <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00698.x>
 655 Kassambara, A., 2020. rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests. R
 656 package version 0.6.0, <https://CRAN.R-project.org/package=rstatix>
 657 Kennedy, P., 2010. Ectomycorrhizal fungi and interspecific competition: species
 658 interactions, community structure, coexistence mechanisms, and future research
 659 directions. *New Phytol.* 187, 895–910. [https://doi.org/10.1111/j.1469-](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.02572.x)

660 8137.2010.03399.x

661 Kindt, R., 2020. “BiodiversityR”: Package for community ecology and suitability analysis.
 662 R package version 2.12-3, <https://cran.r-project.org/package=BiodiversityR>

663 Koide, R.T., Courty, P.-E., Garbaye, J., 2007. Research perspectives on functional diversity
 664 in ectomycorrhizal fungi. *New Phytol.* 174, 240–243. [https://doi.org/10.1111/j.1469-](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.01987.x)
 665 8137.2007.01987.x

666 Kong, A., Montoya, A., García-de Jesús, S., Ramírez-Terrazo, A., Andrade, R., Ruan-Soto,
 667 F., Rodríguez-Palma, M.M., Estrada-Torres, A., 2018. Hongos ectomicorrizógenos del
 668 Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas. *Rev. Mex. Biodivers.* 89, 741–756.
 669 <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.3.2527>

670 Korkmaz, S., Goksuluk, D., Zararsiz, G., 2014. MVN: An R Package for Assessing
 671 Multivariate Normality. *R J.* 6, 151–162. <https://doi.org/10.32614/rj-2014-031>

672 Kranabetter, J.M., Berch, S.M., MacKinnon, J.A., Ceska, O., Dunn, D.E., Ott, P.K., 2018.
 673 Species-area curve and distance-decay relationships indicate habitat thresholds of
 674 ectomycorrhizal fungi in an old-growth *Pseudotsuga menziesii* landscape. *Divers.*
 675 *Distrib.* 24, 755–764. <https://doi.org/10.1111/ddi.12720>

676 Kranabetter, J.M., Friesen, J., Gamiet, S., Kroeger, P., 2005. Ectomycorrhizal mushroom
 677 distribution by stand age in western hemlock – lodgepole pine forests of northwestern
 678 British Columbia. *Can. J. For. Res.* 35, 1527–1539. <https://doi.org/10.1139/x05-095>

679 Kuo, M., 2013. Key to major groups of mushrooms. <https://mushroomexpert.com/>
 680 (accessed 24 October 2019).

681 Kyaschenko, J., Clemmensen, K.E., Hagenbo, A., Karlton, E., Lindahl, B.D., 2017. Shift in
 682 fungal communities and associated enzyme activities along an age gradient of
 683 managed *Pinus sylvestris* stands. ISME J. 11, 863–874.
 684 <https://doi.org/10.1038/ismej.2016.184>

685 Landi, M., Salerni, E., Ambrosio, E., D'Aguanno, M., Nucci, A., Saveri, C., Perini, C.,
 686 Angiolini, C., 2015. Concordance between vascular plant and macrofungal community
 687 composition in broadleaf deciduous forests in central Italy. iForest-Biogeosc. For. 8,
 688 279. <https://doi.org/10.3832/ifor1199-008>

689 Lazaruk, L.W., Kernaghan, G., Macdonald, S.E., Khasa, D., 2005. Effects of partial cutting
 690 on the ectomycorrhizae of *Picea glauca* forests in northwestern Alberta. Can. J. For.
 691 Res. 35, 1442–1454. <https://doi.org/10.1139/x05-062>

692 Mair, P., Wilcox, R., 2019. Robust statistical methods in R using the WRS2 package.
 693 Behav. Res. Methods 52, 464–488. <https://doi.org/10.3758/s13428-019-01246-w>

694 Martínez-Peña, F., de-Miguel, S., Pukkala, T., Bonet, J.A., Ortega-Martínez, P., Aldea, J.,
 695 Martínez de Aragón, J., 2012. Yield models for ectomycorrhizal mushrooms in *Pinus*
 696 *syvestris* forests with special focus on *Boletus edulis* and *Lactarius group deliciosus*.
 697 For. Ecol. Manage. 282, 63–69. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.034>

698 Martínez, M.L., Pérez-Maqueo, O., Vázquez, G., Castillo-Campos, G., García-Franco, J.,
 699 Mehlreter, K., Equihua, M., Landgrave, R., 2009. Effects of land use change on
 700 biodiversity and ecosystem services in tropical montane cloud forests of Mexico. For.
 701 Ecol. Manage. 258, 1856–1863. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.02.023>

702 Martínez de Aragón, J., Bonet, J.A., Fischer, C.R., Colinas, C., 2007. Productivity of
 703 ectomycorrhizal and selected edible saprotrophic fungi in pine forests of the pre-
 704 Pyrenees mountains, Spain: Predictive equations for forest management of
 705 mycological resources. *For. Ecol. Manage.* 252, 239–256.
 706 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.040>

707 Mitchell, R.J., 1993. Path analysis, in: Scheiner, S.M., Gurevitch, J. (Eds.), *Design and*
 708 *Analysis of Ecological Experiments*. Chapman & Hall, New York, pp. 217–234.

709 Morris, M.H., Pérez-Pérez, M.A., Smith, M.E., Bledsoe, C.S., 2008. Multiple species of
 710 ectomycorrhizal fungi are frequently detected on individual oak root tips in a tropical
 711 cloud forest. *Mycorrhiza* 18, 375–383. <https://doi.org/10.1007/s00572-008-0186-1>

712 Morrison, E.W., Frey, S.D., Sadowsky, J.J., van Diepen, L.T.A., Thomas, W.K., Pringle,
 713 A., 2016. Chronic nitrogen additions fundamentally restructure the soil fungal
 714 community in a temperate forest. *Fungal Ecol.* 23, 48–57.
 715 <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.05.011>

716 Mueller-Dombois, D., Ellenberg, D., 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*.
 717 Wiley, New York.

718 Müllerried, F.K.G., 1957. *Geología de Chiapas*. Gobierno Constitucional del Estado de
 719 Chiapas, Tuxtla Gutiérrez.

720 Nara, K., Hironobu, N., Taizo, H., 2003. Ectomycorrhizal sporocarp succession and
 721 production during early primary succession on Mount Fuji. *New Phytol.* 158, 193–
 722 206. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00724.x>

723 Nguyen, N.H., Williams, L.J., Vincent, J.B., Stefanski, A., Cavender-Bares, J., Messier, C.,
 724 Paquette, A., Gravel, D., Reich, P.B., Kennedy, P.G., 2016. Ectomycorrhizal fungal
 725 diversity and saprotrophic fungal diversity are linked to different tree community
 726 attributes in a field-based tree experiment. *Mol. Ecol.* 25, 4032–4046.
 727 <https://doi.org/10.1111/mec.13719>

728 Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin,
 729 P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., M. Henry H Stevens, Eduard, S.,
 730 Wagner, H., 2020. *Vegan: Community Ecology Package. Ordination methods,*
 731 *diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists. R*
 732 *package version 2.5-7*, <https://cran.r-project.org/package=vegan>

733 Otsing, E., Anslan, S., Ambrosio, E., Koricheva, J., Tedersoo, L., 2021. Tree Species
 734 Richness and Neighborhood Effects on Ectomycorrhizal Fungal Richness and
 735 Community Structure in Boreal Forest. *Front. Microbiol.* 12.
 736 <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.567961>

737 Parladé, J., Queralt, M., Pera, J., Bonet, J.A., Castaño, C., Martínez-Peña, F., Piñol, J.,
 738 Senar, M.A., De Miguel, A.M., 2019. Temporal dynamics of soil fungal communities
 739 after partial and total clear-cutting in a managed *Pinus sylvestris* stand. *For. Ecol.*
 740 *Manage.* 449, 117456. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117456>

741 Peay, K.G., Schubert, M.G., Nguyen, N.H., Bruns, T.D., 2012. Measuring ectomycorrhizal
 742 fungal dispersal: macroecological patterns driven by microscopic propagules. *Mol.*
 743 *Ecol.* 21, 4122–4136. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2012.05666.x>

744 Pérez-López, R.I., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., Toledo-Aceves, T., 2020.

745 Efectos del “Método de Desarrollo Silvícola” sobre la diversidad arbórea en bosques
746 húmedos de montaña del norte de Chiapas, México. Rev. Mex. Biodivers. 91, 913326.
747 <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3326>

748 Peter, M., Buée, M., Egli, S., 2013. Biodiversity of mycorrhizal fungi as a crucial player in
749 forest ecosystem functioning, in: Kraus, D., Krumm, F. (Eds.), Integrative Approaches
750 as an Opportunity for the Conservation of Forest Biodiversity. European Forest
751 Institute, Freiburg, pp. 170–179.

752 Quintana-Ascencio, P.F., González-Espinosa, M., 1993. Afinidad fitogeográfica y papel
753 sucesional de la flora leñosa de los bosques de pino-encino de Los Altos de Chiapas,
754 México. Acta Bot. Mex. 21, 43–57. <https://doi.org/10.21829/abm21.1993.667>

755 R Core Team, 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R package
756 version 4.0.2, <http://www.r-project.org>

757 Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M., Williams-Linera, G., 2001. Anthropogenic
758 disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. For. Ecol.
759 Manage. 154, 311–326. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(00\)00639-3](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(00)00639-3)

760 Read, D.J., Pérez-Moreno, J., 2003. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems - a
761 journey towards relevance? New Phytol. 157, 475–492. [https://doi.org/10.1046/j.1469-](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00704.x)
762 8137.2003.00704.x

763 Redecker, D., Szaro, T.M., Bowman, R.J., Bruns, T.D., 2001. Small genets of *Lactarius*
764 *xanthogalactus*, *Russula cremoricolor* and *Amanita francheti* in late-stage
765 ectomycorrhizal successions. Mol. Ecol. 10, 1025–1034.

766 <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01230.x>

767 Reverchon, F., Ortega-Larrocea, M.D.P., Pérez-Moreno, J., 2015. Structure and diversity of
 768 ectomycorrhizal resistant propagules in *Pinus montezumae* neotropical forests and
 769 implications for seedling establishment. *Mycoscience* 56, 214–223.
 770 <https://doi.org/10.1016/j.myc.2014.06.005>

771 Richardson, D.M., Bond, W.J., 1991. Determinants of plant distribution: evidence from
 772 pine invasions. *Am. Nat.* 137, 639–668. <https://doi.org/10.1086/285186>

773 Riviere, T., Diedhiou, A.G., Diabate, M., Senthilarasu, G., Natarajan, K., Verbeken, A.,
 774 Buyck, B., Dreyfus, B., Bena, G., Ba, A.M., 2007. Genetic diversity of
 775 ectomycorrhizal Basidiomycetes from African and Indian tropical rain forests.
 776 *Mycorrhiza* 17, 415–428. <https://doi.org/10.1007/s00572-007-0117-6>

777 Rosinger, C., Sandén, H., Matthews, B., Mayer, M., Godbold, D.L., 2018. Patterns in
 778 ectomycorrhizal diversity, community composition, and exploration types in european
 779 beech, pine, and spruce forests. *Forests* 9, 445. <https://doi.org/10.3390/f9080445>

780 Rosseel, Y., 2012. “lavaan: An R Package for Structural Equation Modeling.” *J. Stat.*
 781 *Softw.* 48, 1–36. <https://doi.org/10.18637/jss.v048.i02>

782 Ruckli, R., Rusterholz, H.-P., Baur, B., 2016. Disrupting ectomycorrhizal symbiosis:
 783 indirect effects of an annual invasive plant on growth and survival of beech (*Fagus*
 784 *sylvatica*) saplings. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 19, 12–20.
 785 <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.01.005>

786 Santos-Silva, C., Gonçalves, A., Louro, R., 2011. Canopy cover influence on macrofungal

richness and sporocarp production in montado ecosystems. *Agrofor. Syst.* 82, 149–
159. <https://doi.org/10.1007/s10457-011-9374-7>

Shi, L., Gутtenberger, M., Kottke, I., Hampp, R., 2002. The effect of drought on
mycorrhizas of beech (*Fagus sylvatica* L.): changes in community structure, and the
content of carbohydrates and nitrogen storage bodies of the fungi. *Mycorrhiza* 12,
303–311. <https://doi.org/10.1007/s00572-002-0197-2>

Smith, S.E., Read, D.J., 2008. *Mycorrhizal symbiosis*, 3rd ed. Academic Press, London.

Spake, R., van der Linde, S., Newton, A.C., Suz, L.M., Bidartondo, M.I., Doncaster, C.P.,
2016. Similar biodiversity of ectomycorrhizal fungi in set-aside plantations and
ancient old-growth broadleaved forests. *Biol. Conserv.* 194, 71–79.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.003>

Teste, F.P., Simard, S.W., Durall, D.M., Guy, R.D., Jones, M.D., Schoonmaker, A.L.,
2009. Access to mycorrhizal networks and roots of trees: importance for seedling
survival and resource transfer. *Ecology* 90, 2808–2822. <https://doi.org/10.1890/08-1884.1>

Toledo-Aceves, T., Meave, J.A., González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial, N., 2011.
Tropical montane cloud forests: current threats and opportunities for their conservation
and sustainable management in Mexico. *J. Environ. Manage.* 92, 974–981.
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.11.007>

Tomao, A., Bonet, J.A., Castaño, C., de-Miguel, S., 2020. How does forest management
affect fungal diversity and community composition? Current knowledge and future

808 perspectives for the conservation of forest fungi. *For. Ecol. Manage.* 457, 117678.
809 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117678>

810 Tomao, A., Bonet, J.A., Martínez de Aragón, J., de-Miguel, S., 2017. Is silviculture able to
811 enhance wild forest mushroom resources? Current knowledge and future perspectives.
812 *For. Ecol. Manage.* 402, 102–114. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.039>

813 Twieg, B.D., Durall, D.M., Simard, S.W., 2007. Ectomycorrhizal fungal succession in
814 mixed temperate forests. *New Phytol.* 176, 437–447. [https://doi.org/10.1111/j.1469-](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02173.x)
815 [8137.2007.02173.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02173.x)

816 Vaario, L.-M., Matsushita, N., 2021. Conservation of Edible Ectomycorrhizal Mushrooms:
817 Understanding of the ECM Fungi Mediated Carbon and Nitrogen Movement within
818 Forest Ecosystems, in: Ohyama, T., Kazuyuki, I. (Eds.), *Nitrogen in Agriculture-*
819 *Physiological, Agricultural and Ecological Aspects* [Working Title]. IntechOpen.
820 <https://doi.org/10.5772/intechopen.95399>

821 Varenus, K., Kårén, O., Lindahl, B., Dahlberg, A., 2016. Long-term effects of tree
822 harvesting on ectomycorrhizal fungal communities in boreal Scots pine forests. *For.*
823 *Ecol. Manage.* 380, 41–49. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.006>

824 Villaseñor, J.L., 2010. El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares:
825 catálogo florístico-taxonómico, 1st ed. Comisión Nacional para el Conocimiento y
826 Uso de la Biodiversidad-UNAM, Mexico City.

827 Wallander, H., Johansson, U., Sterkenburg, E., Durling, M.B., Lindahl, B.D., 2010.
828 Production of ectomycorrhizal mycelium peaks during canopy closure in Norway

829 spruce forests. *New Phytol.* 187, 1124–1134. <https://doi.org/10.1111/j.1469->
830 8137.2010.03324.x

831 Weiss, M., Baret, F., 2017. CAN_EYE V6. 4.91 User Manual. French National Institute for
832 Agriculture Research, Toulouse.

CAPÍTULO IV. Conclusiones generales

El presente trabajo aporta a la información disponible a nivel global sobre las relaciones entre las prácticas silvícolas realizadas en ambientes de montañas tropicales y sus efectos sobre la diversidad.

Tras la evaluación del impacto de un sistema de manejo forestal intensivo sobre los componentes florístico y de hongos ectomicorrízicos (HEM), se concluye una afectación directa a estos componentes por efecto de las prácticas silvícolas de mayor intensidad dentro del ciclo de aprovechamiento evaluado, comparado con lo observado en bosques poco intervenidos. Los resultados indican un proceso jerárquico en la afectación de la diversidad del bosque húmedo de montaña, que va de la modificación de la estructura y composición del estrato arbóreo a la alteración de la comunidad de HEM a nivel del piso forestal. La severa afectación de la cobertura del dosel por parte de las prácticas más intensivas genera grandes cambios sobre las condiciones en el interior del bosque, tales como la reducción del mantillo acumulado, el aumento de la cobertura de herbáceas sobre el suelo, y valores microclimáticos más extremos de temperatura y humedad, lo cual promueve la disminución de la riqueza de especies arbóreas (muchas de ellas intolerantes a la mayor iluminación inherente al disturbio) observada en el bosque húmedo de montaña. El nivel de afectación de la cobertura del dosel debido a su sensibilidad por parte de las prácticas silvícolas y su influencia sobre la diversidad arbórea y otras variables del interior del bosque representa el factor principal en determinar la diversidad de HEM. Las condiciones asociadas a estados de mayor madurez sucesional mantienen comunidades más diversas tanto de especies arbóreas como de HEM, mientras que las prácticas silvícolas más intensivas (remoción del ≈ 80 % de árboles adultos) reducen su diversidad. Durante el proceso de transformación del bosque dentro del ciclo de tratamientos silvícolas se observa un recambio en el núcleo de las especies dominantes de HEM al igual que esto también ocurre en las especies arbóreas, confirmando la afinidad de estas especies por diferentes estados sucesionales del bosque.

Aunque los métodos de aprovechamiento intensivos, como el evaluado en este

trabajo, pueden llegar a mantener un núcleo de especies comunes tanto para la comunidad arbórea como fúngica del bosque húmedo de montaña, muchas otras especies pueden ver comprometido su establecimiento y preservación dentro de la comunidad. Las especies poco frecuentes y más vulnerables a los efectos de prácticas silvícolas intensivas conforman la mayor parte de la diversidad del bosque evaluado, algunas de las cuales se encuentran bajo algún estatus de conservación como en el caso de las especies arbóreas y para diversas especies de HEM no se cuenta con la suficiente información al respecto. El fomento de estas prácticas en áreas cada vez más extensas significaría que las condiciones propiciadas por una mayor cobertura del dosel podrían dejar de estar presentes en este tipo de bosques, al mantenerse solo las condiciones encontradas bajo un aprovechamiento intensivo, promoviendo la reducción o extirpación local de una considerable parte de la diversidad del bosque húmedo de montaña.

Estos resultados resaltan la importancia del mantenimiento de una mayor cobertura del dosel y condiciones asociadas a estados de mayor madurez sucesional, ya sea dentro de las prácticas silvícolas o como áreas aledañas a los sitios de aprovechamiento que permitan el resguardo de una gran parte de la diversidad tanto de especies arbóreas como fúngicas del bosque húmedo de montaña a nivel regional. Es necesario también ampliar el análisis a una mayor variedad de casos en los que se aplican otros métodos de manejo intensivos como el evaluado en el presente estudio, en particular si se aplican en regiones de bosques con alta diversidad (incluida la de grupos poco abordados como el caso de la diversidad fúngica) y considerando su estado de conservación. Debido a la importancia de la comunidad de HEM dentro de los sistemas forestales, su afectación puede implicar una pérdida de atributos ecológicos relevantes en el funcionamiento de los sistemas forestales, de ahí la apremiante necesidad de fomentar los estudios micológicos en la región y otras de condiciones ecológicas similares, así como su relevancia junto a otros grupos funcionales del bosque. Se propone que el impacto de métodos de aprovechamiento intensivos en áreas de bosque altamente diversas debiera generar acciones políticas y tecnológicas que fomenten el desarrollo de beneficios económicos y sociales sin comprometer la biodiversidad del bosque húmedo de montaña.

Literatura citada

- Aguilar-Trigueros CA, Hempel S, Powell JR, Anderson IC, Antonovics J, Bergmann J, Cavagnaro TR, Chen B, Hart MM, Klironomos J, et al. 2015. Branching out: Towards a trait-based understanding of fungal ecology. *Fungal Biol. Rev.* 29:34–41.
- Aguirre-Acosta E, Ulloa M, Aguilar S, Cifuentes J, Valenzuela R. 2014. Biodiversidad de hongos en México. *Rev. Mex. Biodivers.* 85:76–81.
- Alexander SJ, Pilz D, Weber NS, Brown E, Rockwell VA. 2002. Mushrooms, trees, and money: Value estimates of commercial mushrooms and timber in the Pacific Northwest. *Environ. Manage.* 30:129–141.
- Andrade-Gallegos RH, Sánchez-Vázquez JE. 2005. La diversidad de hongos en Chiapas: un reto pendiente. En: González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Ruiz-Montoya L. eds. *Diversidad biológica en Chiapas*. 1er ed. México, D.F.: Plaza y Valdés. p. 33–80.
- Andrew C, Heegaard E, Halvorsen R, Martinez-Peña F, Egli S, Kirk PM, Bässler C, Buntgen U, Aldea J, Høiland K, et al. 2016. Climate impacts on fungal community and trait dynamics. *Fungal Ecol.* 22:17–25.
- Aponte C, García LV, Marañón T, Gardes M. 2010. Indirect host effect on ectomycorrhizal fungi: Leaf fall and litter quality explain changes in fungal communities on the roots of co-occurring Mediterranean oaks. *Soil Biol. Biochem.* 42: 788–796.
- Boa E. 2004. Wild edible fungi: A global overview of their use and importance to people. Series on Non-wood Forest Products N°17. Rome: Food and Agriculture Organization-Forestry Department.
- Boddy L, Frankland J, van West P. 2007. Ecology of saprotrophic basidiomycetes. Amsterdam: Elsevier.

- Bonet JA, Fischer CR, Colinas C. 2004. The relationship between forest age and aspect on the production of sporocarps of ectomycorrhizal fungi in *Pinus sylvestris* forests of the central Pyrenees. *For. Ecol. Manage.* 203: 157–175.
- Booth DT, Cox SE, Berryman RD. 2006. Point sampling digital imagery with “SamplePoint.” *Environ. Monit. Assess.* 123:97–108.
- Breedlove DE. 1981. *Flora of Chiapas*. San Francisco: California Academy of Sciences.
- Büntgen U, Kauserud H, Egli S. 2012. Linking climate variability to mushroom productivity and phenology. *Front. Ecol. Environ.* 10:14–19.
- Castaño C, Lindahl BD, Alday JG, Hagenbo A, de Aragón J, Parladé J, Pera J, Bonet JA. 2018. Soil microclimate changes affect soil fungal communities in a Mediterranean pine forest. *New Phytol.* 220: 1211–1221.
- Cayuela L, Benayas JMR, Echeverría C. 2006. Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the Highlands of Chiapas, Mexico (1975--2000). *For. Ecol. Manage.* 226:208– 218.
- Chanona-Gómez F, Andrade-Gallegos RH, Castellanos-Albores J, Sánchez JE. 2007. Macromicetos del Parque Educativo Laguna Bélgica, municipio de Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 78:369–381.
- Chanona-Gómez F, Gutiérrez Álvarez PE, Pérez-Luna Y del C. 2019. Macromycetes of the San José educational park, municipality of Zinacantan, Chiapas, Mexico. *Acta Univ.* 29:1–13.
- Comandini O, Rinaldi AC, Kuyper TW. 2012. Measuring and estimating ectomycorrhizal fungal diversity: a continuous challenge. En: Pagano M. eds. *Mycorrhiza: occurrence in natural and restored environments*. New York: Nova Science Publishers. p. 165–200.

- Conn C, Dighton J. 2000. Litter quality influences on decomposition, ectomycorrhizal community structure and mycorrhizal root surface acid phosphatase activity. *Soil Biol. Biochem.* 32: 489–496.
- Courty P-E, Buée M, Diedhiou AG, Frey-Klett P, Le Tacon F, Rineau F, Turpault M-P, Uroz S, Garbaye J. 2010. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: new perspectives and emerging concepts. *Soil Biol. Biochem.* 42:679–698.
- Dahlberg A, Genney DR, Heilmann-Clausen J. 2010. Developing a comprehensive strategy for fungal conservation in Europe: current status and future needs. *Fungal Ecol.* 3:50–64.
- Dickie IA. 2007. Host preference, niches and fungal diversity. *New Phytol.* 174:230–233.
- Dvořák D, Vašutová M, Hofmeister J, Beran M, Hošek J, Běťák J, Burel J, Deckerová H. 2017. Macrofungal diversity patterns in central European forests affirm the key importance of old-growth forests. *Fungal Ecol.* 27:145–154.
- Erland S, Taylor AFS. 2002. Diversity of ectomycorrhizal fungal communities in relation to the abiotic environment. En: van der Heijden MGA, Sanders IR. eds. *Mycorrhizal Ecology*. Berlin: Springer. pp. 163–200.
- ESRI. 2013. ESRI ArcMap GIS software v. 10.2 for Desktop. [consultada 2020 Abril 22]. <https://www.esri.com/en-us/arcgis/products/arcgis-pro/overview>
- Estrada-Martínez E, Guzmán G, Cibrián Tovar D, Ortega Paczka R. 2009. Contribución al conocimiento etnomicológico de los hongos comestibles silvestres de mercados regionales y comunidades de la Sierra Nevada (México). *Interciencia* 34:25–33.
- Galindo-Jaimes L, González-Espinosa M, Quintana-Ascencio P, García-Barrios L. 2002. Tree composition and structure in disturbed stands with varying

- dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, Mexico. *Plant Ecol.* 162:259–272.
- Gao C, Shi NN, Liu YX, Peay KG, Zheng Y, Ding Q, Mi XC, Ma KP, Wubet T, Buscot F, et al. 2013. Host plant genus-level diversity is the best predictor of ectomycorrhizal fungal diversity in a Chinese subtropical forest. *Mol. Ecol.* 22:3403–3414.
- Gao C, Zhang Y, Shi N, Zheng Y, Chen L, Wubet T, Bruehlheide H, Nadrowski K, Both S. 2015. Community assembly of ectomycorrhizal fungi along a subtropical secondary forest succession. *New Phytol.* 205: 771–785.
- García E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 5ta ed. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México.
- González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N. 2006. El disturbio antrópico y la conservación y restauración de bosques de las montañas del centro y norte de Chiapas. En: Oyama K, Castillo A. eds. Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México: Perspectivas desde la investigación científica. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Siglo XXI. p. 278–291.
- González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N. 2005. Riqueza de especies de árboles en Chiapas: variación espacial y dimensiones ambientales asociadas al nivel regional. En: González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Ruiz-Montoya L. eds. Diversidad biológica en Chiapas. México: Plaza y Valdés. p. 81–116.
- González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N. 2013. Comunidades vegetales terrestres. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. La Biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado Vol. 2. México, D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Gobierno del Estado de Chiapas. p. 21–42.
- González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N, Galindo-Jaimes L, Camacho-Cruz A,

- Golicher D, Cayuela L, Rey-Benayas JM. 2009. Tendencias y proyecciones del uso del suelo y la diversidad florística en Los Altos de Chiapas, México. *Investig. Ambient.* 1:40–53.
- Halme P, Holec J, Heilmann-Clausen J. 2017. The history and future of fungi as biodiversity surrogates in forests. *Fungal Ecol.* 27:193–201.
- Heilmann-Clausen J, Adamcák S, Bässler C, Halme P, Krisai-Greilhuber I, Holec J. 2016. State of the art and future directions for mycological research in old-growth forests. *Fungal Ecol.* 27: 141-144.
- Heilmann-Clausen J, Barron ES, Boddy L, Dahlberg A, Griffith GW, Nordén J, Ovaskainen O, Perini C, Senn-Irlet B, Halme P. 2015. A fungal perspective on conservation biology. *Conserv. Biol.* 29:61–68.
- Index Fungorum. 2020. Index Fungorum. CABI, CBS and Landcare Research. [consultada 2020 Feb 19]. <http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp>
- INEGI. 2007. Conjunto de datos vectorial edafológico. [consultada 2020 Oct 29]. <https://www.inegi.org.mx/temas/edafologia/>
- Ishida TA, Nara K, Hogetsu T. 2007. Host effects on ectomycorrhizal fungal communities: Insight from eight host species in mixed conifer-broadleaf forests. *New Phytol.* 174:430–440.
- Jones MD, Durall DM, Cairney JWG, Jones MD. 2003. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytol.* 157:399–422.
- Karim M, Kavosi MR, Hajizadeh G. 2013. Macrofungal Communities in Hyrcanian Forests, North of Iran: Relationships with Season and Forest Types. *Ecol. Balk.* 5:87-96.
- Koide RT, Courty P-E, Garbaye J. 2007. Research perspectives on functional diversity in ectomycorrhizal fungi. *New Phytol.* 174:240–243.

- Koide RT, Fernandez C, Petprakob K. 2011. General principles in the community ecology of ectomycorrhizal fungi. *Ann. For. Sci.* 68:45–55.
- Kong A, Montoya A, García-de Jesús S, Ramírez-Terrazo A, Andrade R, Ruan-Soto F, Rodríguez-Palma MM, Estrada-Torres A. 2018. Hongos ectomicorrizógenos del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas. *Rev. Mex. Biodivers.* 89:741–756.
- Kranabetter JM, Berch SM, MacKinnon JA, Ceska O, Dunn DE, Ott PK. 2018. Species-area curve and distance-decay relationships indicate habitat thresholds of ectomycorrhizal fungi in an old-growth *Pseudotsuga menziesii* landscape. *Divers. Distrib.* 24: 755–764.
- Kranabetter JM, Friesen J, Gamiet S, Kroeger P. 2005. Ectomycorrhizal mushroom distribution by stand age in western hemlock – lodgepole pine forests of northwestern British Columbia. *Can. J. For. Res.* 35: 1527–1539.
- Kuo M. 2013. Key to major groups of mushrooms. [consultada 2019 Oct 24]. <https://www.mushroomexpert.com/>
- Kyaschenko J, Clemmensen KE, Hagenbo A, Karlton E, Lindahl BD. 2017. Shift in fungal communities and associated enzyme activities along an age gradient of managed *Pinus sylvestris* stands. *ISME J.* 11: 863–874.
- Martínez de Aragón J, Bonet JA, Fischer CR, Colinas C. 2007. Productivity of ectomycorrhizal and selected edible saprotrophic fungi in pine forests of the pre-Pyrenees mountains, Spain: Predictive equations for forest management of mycological resources. *For. Ecol. Manage.* 252:239–256.
- Martínez de Aragón J, Riera P, Giergiczny M, Colinas C. 2011. Value of wild mushroom picking as an environmental service. *For. Policy Econ.* 13:419–424.
- Martínez-Peña F, de-Miguel S, Pukkala T, Bonet JA, Ortega-Martínez P, Aldea J, Martínez de Aragón J. 2012. Yield models for ectomycorrhizal mushrooms

- in *Pinus sylvestris* forests with special focus on *Boletus edulis* and *Lactarius* group *deliciosus*. For. Ecol. Manage. 282: 63–69.
- Miranda F. 1998. La vegetación de Chiapas. 3er ed. Tuxtla Gutiérrez: Consejo Estatal para la Cultura y las Artes de Chiapas.
- Mueller-Dombois D, Ellenberg D. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. New York: Wiley.
- Müllerried FKG. 1957. Geología de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez: Gobierno Constitucional del Estado de Chiapas.
- Packham JM, May TW, Brown MJ, Wardlaw TJ, Mills AK. 2002. Macrofungal diversity and community ecology in mature and regrowth wet eucalypt forest in Tasmania: A multivariate study. Austral Ecol. 27:149–161.
- Peay KG. 2014. Back to the future: Natural history and the way forward in modern fungal ecology. Fungal Ecol. 12:4–9.
- Peay KG, Kennedy PG, Bruns TD. 2008. Fungal Community Ecology : A Hybrid Beast with a Molecular Master. Bioscience 58:799–810.
- Pérez-Moreno J, Martínez-Reyes M, Hernández-Santiago F, Ortiz-Lopez I. 2020. Climate Change, Biotechnology, and Mexican Neotropical Edible Ectomycorrhizal Mushrooms. En: Perez-Moreno J, Guerin-Laguerre A, Flores Arzu R, Yu F. eds. Mushrooms, Humans and Nature in a Changing World. Springer International Publishing. p. 61–99.
- Peter M, Buée M, Egli S. 2013. Biodiversity of mycorrhizal fungi as a crucial player in forest ecosystem functioning. En: Kraus D, Krumm F. eds. Integrative Approaches as an Opportunity for the Conservation of Forest Biodiversity. Freiburg: European Forest Institute. pp. 170–179.
- Pilz D, Norvell L, Danell E, Molina R. 2003. Ecology and management of commercially harvested chanterelle mushrooms. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station. General

Technical Report PNW-GTR. [consultada 2020 Sep 18].
<http://dx.doi.org/10.2737/pnw-gtr-576>

- Ramírez-Marcial N, González-Espinosa M, Williams-Linera G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forests in Chiapas, Mexico. *For. Ecol. Manage.* 154:311–326.
- Reverchon F, Ortega-Larrocea M del P, Pérez-Moreno J. 2012. Soil factors influencing ectomycorrhizal sporome distribution in neotropical forests dominated by *Pinus montezumae*, Mexico. *Mycoscience* 53:203–210.
- Robles Porras L, Ishiki Ishihara M, Valenzuela R. 2006. Inventario preliminar de los macromicetos en los Altos de Chiapas, México. *Polibotánica*:89–101.
- Rosinger C, Sandén H, Matthews B, Mayer M, Godbold DL. 2018. Patterns in ectomycorrhizal diversity, community composition, and exploration types in european beech, pine, and spruce forests. *Forests* 9:445.
- Ruan-Soto F, Hernández-Maza ME, Pérez-Ovando EC. 2013. Estado actual del Conocimiento de la diversidad fúngica. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. eds. *La biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado. Vol II. 1er ed.* México, D. F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la biodiversidad/Gobierno del Estado de Chiapas. p. 75–83.
- Rudawska M, Wilgan R, Janowski D, Iwański M, Leski T. 2018. Shifts in taxonomical and functional structure of ectomycorrhizal fungal community of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) underpinned by partner tree ageing. *Pedobiologia*. 71:20–30.
- Santos-Silva C, Gonçalves A, Louro R. 2011. Canopy cover influence on macrofungal richness and sporocarp production in montado ecosystems. *Agrofor. Syst.* 82: 149–159.
- Schulp CJE, Thuiller W, Verburg PH. 2014. Wild food in Europe: A synthesis of knowledge and data of terrestrial wild food as an ecosystem service. *Ecol.*

Econ. 105:292–305.

Smith SE, Read DJ. 2008. Mycorrhizal symbiosis. 3er ed. London: Academic press.

Spake R, van der Linde S, Newton AC, Suz LM, Bidartondo MI, Doncaster CP.

2016. Similar biodiversity of ectomycorrhizal fungi in set-aside plantations and ancient old-growth broadleaved forests. *Biol. Conserv.* 194:71–79.

Tedersoo L, Bahram M, Toots M, Diedhiou AG, Henkel TW, Kjølner R, Morris MH,

Nara K, Nouhra E, Peay KG, et al. 2012. Towards global patterns in the diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi. *Mol. Ecol.* 21:4160–4170.

Tomao A, Bonet JA, Castaño C, De-Miguel S. 2020. How does forest management affect fungal diversity and community composition? Current knowledge and future perspectives for the conservation of forest fungi. *For. Ecol. Manage.* 457:117678.

Tomao A, Bonet JA, Martínez de Aragón J, De-Miguel S. 2017. Is silviculture able to enhance wild forest mushroom resources? Current knowledge and future perspectives. *For. Ecol. Manage.* 402:102–114.

Twieg BD, Durall DM, Simard SW. 2007. Ectomycorrhizal fungal succession in mixed temperate forests. *New Phytol.* 176:437–447.

Villarreal L, Pérez-Moreno J. 1989. Los hongos comestibles silvestres de México, un enfoque integral. *Micol. Neotrop. Apl.* 2:77–114.

Villaseñor JL. 2010. El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico. 1er ed. México, D. F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-UNAM.

Wardle DA. 2002. The Soil Food Web: Biotic Interactions and Regulators. En: Wardle DA. eds. *Communities and Ecosystems: Linking the Aboveground and Belowground Components*. Princeton: Princeton University Press. p. 7–55.

Weiss M, Baret F. 2017. CAN_EYE V6. 4.91 User Manual. Toulouse: French National Institute for Agriculture Research.