



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
ZARAGOZA**

**Análisis de la comunidad de Hongos  
Micorrizógenos Arbusculares en diferentes  
estados sucesionales de la selva húmeda de Los  
Tuxtlas, Veracruz**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G A**

**P R E S E N T A:**

**Viviana Axel Rodríguez Galicia**



**DIRECTOR DE TESIS:  
Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez  
ASESOR INTERNO:  
Dra. Rosalva García Sánchez**

**Ciudad de México, Septiembre 2018**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES

“ZARAGOZA”

DIRECCIÓN

**JEFE DE LA UNIDAD DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR  
PRESENTE.**

Comunico a usted que la alumna **RODRÍGUEZ GALICIA VIVIANA AXEL**, con número de cuenta **309301736**, de la carrera de Biología, se le ha fijado el día **11 de septiembre de 2018** a las **13:00 hrs.**, para presentar examen profesional, el cual tendrá lugar en esta Facultad con el siguiente jurado:

- PRESIDENTE** Dr. ARCADIO MONROY ATA
- VOCAL** Dr. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ\*
- SECRETARIO** Dra. ROSALVA GARCÍA SÁNCHEZ
- SUPLENTE** Dr. EFRAÍN REYES ÁNGELES CERVANTES
- SUPLENTE** M. en C. E. ROCÍO ESPÍTIA LICEA

El título de la tesis que presenta es: **Análisis de la comunidad de Hongos Micorrizógenos Arbusculares en diferentes estados sucesionales de la selva húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz.**

Opción de titulación: Tesis

Agradeceré por anticipado su aceptación y hago propia la ocasión para saludarle.

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Ciudad de México, a 25 de julio de 2018

**DR. VÍCTOR MANUEL MENDOZA NÚÑEZ**  
DIRECTOR

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
DIRECCIÓN

RECIBÍ  
OFICINA DE EXÁMENES  
PROFESIONALES Y DE GRADO

VO. BO.  
M. en C. ARMANDO CERVANTES SANDOVAL  
JEFE DE CARRERA

## **Agradecimientos**

A la Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza por formarme profesionalmente.

A todos mis profesores por las enseñanzas y el conocimiento compartido a lo largo de mi formación académica

Al proyecto PAPIIT IN-116814 *“Almacenes de carbono en el suelo de una selva húmeda: la contribución de los hongos micorrizógenos arbusculares”* por el apoyo financiero para realizar este trabajo.

Al laboratorio de Ecología del Suelo de la Facultad de Ciencias, en especial al Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez por su asesoría como tutor principal. A los miembros de su grupo de trabajo: Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán, al M. en C. Juan Carlos Peña Becerril, y a la Dra. Irene Sánchez Gallen por su ayuda durante la elaboración de esta tesis.

A la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, del Instituto de Biología, por las instalaciones proporcionadas y a todos sus integrantes.

A los sinodales del jurado integrado por: Dr. Arcadio Monroy Ata, Dra. Rosalva García Sánchez, Dr. Efraín Reyes Ángeles Cervantes y la M. en C. E. Rocío Espitia Licea por las correcciones y aportaciones a este trabajo.

## **Agradecimientos personales**

Al Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez gracias por permitirme formar parte del LES, por las revisiones y los consejos.

A la M. en C. Laura Hernández Cuevas por su apoyo en la identificación taxonómica de los hongos micorrizógenos arbusculares.

A la Dra. Irene Sánchez Gallen por el aprendizaje, por todos los consejos y resolver mis dudas.

Al M. en C. Juan Carlos Peña Becerril por su apoyo y sugerencias.

A todos mis compañeros del Laboratorio de Ecología del Suelo que colaboraron en el trabajo de campo.

A los alumnos de servicio social Julián Martínez y Manuel Casariego por su ayuda en el trabajo de laboratorio.

## **Dedicatoria**

A mi mamá “guerrera incansable” por ser mi apoyo y guía, por todo el esfuerzo y amor, sé no ha sido fácil ¡GRACIAS!

A mi hermana Joha por creer en mí, por su cariño y por hacerme reír con sus bromas.

A toda mi familia por acompañarme y apoyarme a lo largo de mi vida, a todos mis angelitos en el cielo y a mis peludas.

A Andrés por ser mejor amigo y compañero, por estar conmigo a lo largo de este viaje, alentarme cuando más lo necesitaba y no dejarme vencer. ¡Gracias por toda tu ayuda y tus consejos!

A los “gordos” Lore, Sandy, Dany y Kevs por su amistad incondicional, su gran amor y por estar en los buenos y en los malos momentos. Pero sobre todo ¡gracias por tantas risas!

A todos mis compañeros y amigos con los que compartí grandes momentos, en especial a: Moni, Pao, Yorch, Hill, Sharon y Laurita, gracias por su amistad ¡pasamos buenos momentos!

A todos los compañeros de laboratorio: Yesenia, Carlos, América, Manuel, Isaac, Laura, Irvin, Alejandro y Fernanda por su ayuda y compañía. Y a Irmita por su apoyo y amistad.

A la UNAM por ser mi segundo hogar.

A mi papá, a quien llevo siempre en mi recuerdo.

“So fly on  
Ride through  
Maybe one day I'll fly next to you”

*“The most unique feature of Earth is the existence of life, and the most extraordinary feature of life is its diversity”<sup>1</sup>*

1. Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P. Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S. y Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59–67.

## ÍNDICE

<b>1</b>	<b>INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>MARCO TEÓRICO .....</b>	<b>3</b>
2.1	La micorriza arbuscular.....	3
2.2	La sucesión ecológica.....	6
2.3	Importancia ecológica de los HMA.....	9
2.4	Esporas de HMA.....	11
2.5	Riqueza y abundancia de HMA en ecosistemas tropicales .....	13
2.6	Factores que afectan la diversidad y abundancia de esporas de HMA .....	17
2.7	Problemática en la región de Los Tuxtlas, Veracruz.....	21
<b>3</b>	<b>JUSTIFICACIÓN.....</b>	<b>24</b>
<b>4</b>	<b>HIPÓTESIS .....</b>	<b>25</b>
<b>5</b>	<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>26</b>
5.1	Objetivo general .....	26
5.2	Objetivos particulares.....	26
<b>6</b>	<b>MÉTODO.....</b>	<b>27</b>
6.1	Zona de estudio .....	27
6.1.1	Clima.....	28
6.1.2	Suelo.....	29
6.1.3	Vegetación.....	32
6.2	Muestreo.....	34
6.3	Trabajo de laboratorio.....	36
6.3.1	Extracción de esporas e identificación taxonómica de los HMA .....	36
6.4	Trabajo de invernadero.....	36
6.5	Análisis estadísticos.....	37
<b>7</b>	<b>RESULTADOS.....</b>	<b>39</b>
7.1	Riqueza de HMA.....	39
7.1.1	Riqueza de especies de HMA por sitio .....	45
7.2	Abundancia de esporas .....	46
7.2.1	Abundancia de esporas de HMA por sitio.....	49
7.3	Diversidad de HMA.....	49

7.4	Curvas de acumulación de especies .....	50
7.5	Diferencias entre épocas del año.....	53
7.6	Análisis de correlación .....	60
7.7	Análisis multivariado .....	61
7.7.1	Época lluviosa .....	61
7.7.2	Época seca.....	65
<b>8</b>	<b>DISCUSIÓN .....</b>	<b>69</b>
8.1	Riqueza y composición de HMA .....	69
8.2	Abundancia de esporas .....	73
8.3	Diversidad.....	77
8.4	Riqueza de especies y abundancia de esporas de HMA durante el proceso de sucesión ecológica .....	78
8.5	Relación entre las propiedades físico-químicas del suelo y los componentes biológicos de los HMA.....	85
<b>9</b>	<b>CONCLUSIONES .....</b>	<b>88</b>
<b>10</b>	<b>LITERATURA CITADA.....</b>	<b>90</b>
	<b>Anexo 1.....</b>	<b>99</b>
	<b>Anexo 2.....</b>	<b>100</b>
	<b>Anexo 3.....</b>	<b>101</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Página
1. Esquema de las estructuras intrarradicales y extrarradicales de los HMA.....	5
2. Factores que afectan (recuadros) de diferente manera la regeneración (elipses) de los campos tropicales abandonados. ....	7
3. Esporas de HMA.....	11
4. Modelo de la modificación del paisaje en la selva húmeda y posibles vías que puede seguir el cambio de uso de suelo.....	23
5. Ubicación de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas .....	27
6. Climograma realizado con los datos de clima registrados en la la RBLT, Veracruz, desde julio del 2014 a junio del 2015.. ....	28
7. Sitios de muestreo. ....	34
8. Ubicación de los sitios de muestreo.....	35
9. Porcentaje de especies de HMA representados por género para ambos tipos de vegetación y épocas. ....	39
10. Abundancia total de esporas de las especies más comunes (presentes al menos en ocho sitios) agrupadas por Orden. ....	44
11. Riqueza promedio de especies de HMA ( $\pm 1$ E.E.) por sitio.....	46
12. Abundancia total de esporas por género presentes en todos los sitios durante ambas épocas. ....	47
13. Abundancia relativa (% esporas totales) de especies de HMA presentes en los cinco sitios de acahual A1 (5 años), A2 (18 años), A3 (24 años), A5 (27 años) y A4 (50 años) y uno general de selva (S).....	48
14. Abundancia promedio de esporas de HMA ( $\pm 1$ E.E.) por sitio.....	49
15. Curvas de acumulación de especies de HMA observadas S (obs) y estimadas de Jackknife 1 y Jackknife 2 para a) selva y b) acahual. ....	51
16. Curvas de acumulación de especies de HMA observadas S (obs) y estimadas de Jackknife 1 y Jackknife 2 para cada sitio de acahual. ....	52
17. Riqueza promedio de especies ( $\pm 1$ E.E.) de HMA para ambas épocas.....	53
18. Riqueza promedio de especies ( $\pm 1$ E.E.) de HMA en los diez sitios durante la época seca y lluviosa.....	54
19. Abundancia promedio de esporas ( $\pm 1$ E.E.) para cada época. ....	55

<b>20.</b> Abundancia promedio de esporas ( $\pm 1$ E.E.) de HMA en los diez sitios durante la época seca y lluviosa. ....	56
<b>21.</b> Diversidad promedio de HMA ( $\pm 1$ E.E.) para cada época. ....	57
<b>22.</b> Abundancia relativa de esporas de HMA de las especies encontradas en sitios de selva en Los Tuxtles, Veracruz, por época del año. ....	58
<b>23.</b> Abundancia relativa de esporas de HMA de las especies encontradas en acahuales en Los Tuxtles, Veracruz, por época del año. ....	59
<b>24.</b> Análisis de Componentes Principales para la abundancia de esporas de HMA y las propiedades físico-químicas del suelo, durante la época lluviosa.....	62
<b>25.</b> Análisis de Componentes Principales para la abundancia de esporas de HMA y los componentes biológicos, durante la época lluviosa.....	64
<b>26.</b> Análisis de Componentes Principales para la abundancia de esporas de HMA y las propiedades físico-químicas del suelo, durante la época seca. ....	66
<b>27.</b> Análisis de Componentes Principales para la abundancia de esporas de HMA y los componentes biológicos, durante la época seca. ....	68
<b>28.</b> Dinámica de la comunidad de HMA durante el proceso de sucesión en la selva húmeda de Los Tuxtles, Veracruz. ....	84

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro	Página
1. Presencia de Hongos micorrizógenos arbusculares en algunos ecosistemas tropicales.....	14
2. Presencia de Hongos micorrizógenos arbusculares en algunos ecosistemas tropicales de México. ....	16
3. Propiedades físico-químicas del suelo de los diferentes sitios de estudio en la época lluviosa.	30
4. Propiedades físico-químicas del suelo de los diferentes sitios de estudio en la época seca ....	31
5. Listado de familias y especies de HMA encontrados en los sitios de selva (S) y acahual (A) en Los Tuxtlas, Veracruz. ....	40
6. Especies exclusivas de cada tipo de vegetación.....	42
7. Composición de HMA y abundancia de esporas por sitio para ambas épocas del año. ....	43
8. Valores del índice de diversidad de Shannon-Wiener para cada uno de los sitios durante la época lluviosa y seca. ....	50
9. Especies de HMA exclusivas de cada época. ....	53
10. Riqueza de especies y abundancia total de esporas de HMA por tipo de vegetación y época de muestreo.....	55
11. Índice de diversidad de Shannon-Wiener para los HMA en Los Tuxtlas, Veracruz, por tipo de vegetación y época y diversidad promedio ....	57
12. Correlación entre la abundancia de esporas y riqueza de especies de HMA, con las propiedades físico-químicas del suelo por época del año. ....	60
13. Valores propios y porcentaje acumulado de variación para los primeros ejes para la abundancia de esporas de HMA y las propiedades físico-químicas del suelo, durante la época lluviosa. ....	61
14. Valores propios y porcentaje acumulado de variación para los primeros ejes para la abundancia de esporas de HMA y los componentes biológicos, durante la época lluviosa. ....	63
15. Valores propios y porcentaje acumulado de variación para los primeros ejes para la abundancia de esporas de HMA y las propiedades físico-químicas del suelo, durante la época seca. ....	65
16. Valores propios y porcentaje acumulado de variación para los primeros ejes para la abundancia de esporas de HMA y los componentes biológicos, durante la época seca. ....	67
17. Riqueza de especies por tipo de vegetación en otros estudios en ecosistemas tropicales. ...	78

## RESUMEN

La región de Los Tuxtlas, Veracruz ha sufrido la conversión de grandes áreas de selva húmeda en campos agropecuarios. El abandono de estas áreas permite que se dé el proceso de sucesión ecológica. Son pocos los trabajos que describen los cambios que sufre la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) a lo largo de este proceso. Por lo que el objetivo de este estudio fue estimar la riqueza de especies y la abundancia de esporas de HMA, y así, caracterizar la estructura de la comunidad en sitios con diferentes edades de regeneración (acahuales de 5, 18, 24, 27 y 50 años) y sitios conservados de selva (S). Se colectaron muestras de suelo en cinco sitios de acahual y cinco sitios de selva cercanos a La Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (RBLT); en cada sitio se tomaron cinco muestras al azar, en dos temporadas contrastantes (lluvias y secas). Las esporas de HMA fueron separadas a través de la técnica de tamizado húmedo, decantación y centrifugación en agua y sacarosa para su posterior identificación y cuantificación. Para identificar las especies asociadas a las diferentes edades de regeneración.

Se identificaron 44 especies de HMA, distribuidas en 13 géneros. *Acaulospora* y *Glomus* estuvieron representados por un mayor número de especies. *Claroideoglomus etunicatum*, *Diversispora ebúrnea* y *Acaulospora kentinensis* fueron las especies más abundantes con 1595, 735 y 734 esporas, respectivamente. Los acahuales presentaron los valores más altos de riqueza de especies (31, 21, 24, 25 y 17 especies, respectivamente), mientras que los valores más bajos (de 11 a 17 especies) correspondieron a los sitios de selva. Se encontraron diferencias significativas para la abundancia de esporas y la riqueza de especies únicamente entre el acahual de 18 años con los sitios de selva. De acuerdo al índice de Shannon-Wiener, el acahual mostró mayor diversidad promedio ( $1.06 \pm 0.13$ ), mientras que la selva madura tuvo la menor diversidad ( $0.76 \pm 0.09$ ). La estacionalidad tuvo un efecto directo sobre la riqueza y abundancia de esporas de HMA, presentándose los valores más altos durante la época seca. Además, la composición de la comunidad de HMA fue diferente entre épocas del año. Esto indica que durante el proceso de regeneración natural se induce en general un aumento en la riqueza de especies de HMA durante las primeras etapas, al parecer por una mayor dependencia a los HMA de las plantas presentes en los acahuales. Asimismo se sabe que la comunidad de HMA está influida por la biogeoquímica del suelo, el tipo de vegetación y las condiciones ambientales. Por lo que se concluye que el desarrollo de la vegetación secundaria como producto del abandono de tierras agropecuarias permite la recuperación de la comunidad de HMA y representan un reservorio importante de especies de HMA, con uso potencial para la restauración ecológica.

# 1 INTRODUCCIÓN

La selva húmeda (bosque tropical perennifolio *sensu* Rzedowski, 2006; o selva alta perennifolia, alta o mediana subperennifolia *sensu* Miranda y Hernández, 1963) cubre cerca del 7% de la superficie terrestre del planeta y alberga más de la mitad de las especies conocidas a nivel mundial (Wilson, 1988). En México se caracteriza por presentar la más exuberante, rica y compleja de las comunidades vegetales (Rzedowski, 2006); dominada por árboles de más de 25 m de alto por lo general con grandes contrafuertes y abundantes especies trepadoras y epífitas (predominan las familias: Bromeliaceae y Orchidaceae; Rzedowski, 2006). Las especies arbóreas presentan hojas todo el año, salvo algunas pocas especies que pierden sus hojas durante una corta temporada (durante la época seca) y durante la floración (Pennington y Sarukhán, 2005; Rzedowski, 2006). Suelen presentarse tres estratos arbóreos más o menos bien definidos, además de otros dos o tres arbustivos y herbáceos (Rzedowski, 2006).

Estos ecosistemas además de una gran biodiversidad, ofrecen un gran potencial para el aprovechamiento de sus recursos naturales y una variada gama de servicios ecosistémicos (Balvanera, 2012) que son fundamentales para el bienestar de todos los seres vivos; a pesar de ello es uno de los ecosistemas más frágiles (Wilson, 1988), debido principalmente a la intensa deforestación y degradación que han sufrido por las actividades antropogénicas (Martínez-Ramos y García-Orth, 2007). Las causas principales de la deforestación se deben principalmente al crecimiento poblacional, la expansión agrícola, la creación de potreros, la extracción de madera y la ampliación de la infraestructura urbana (Geist y Lambin, 2002). Durante la década de 1990 la pérdida anual de las selvas húmedas en los trópicos se estimó en 15.2 millones de ha, de las cuales 14.2 millones de ha fueron convertidas a otros usos de suelo, mientras que para el año 2000 la superficie total de bosques degradados y secundarios se estimaba en alrededor del 60% de la superficie total clasificada como selvas (ITTO, 2002).

México no ha sido la excepción en este proceso de degradación y pérdida de ecosistemas terrestres, ya que la alteración seguida por la deforestación es la ruta de cambio de uso del suelo más frecuente en el país, especialmente cuando se trata de selvas (SEMARNAT, 2013). En los últimos 25 años, la tasas de deforestación se han visto incrementadas, principalmente en las zonas tropicales (Pennington y Sarukhán, 2005). Las selvas húmedas abarcaban cerca del 9.1% del

territorio nacional (17.82 millones de hectáreas), que se ha reducido a 4.82% de las cuales 3.16 millones de hectáreas se encuentran en condición primaria y 6.31 millones en condición secundaria (Challenger y Soberón, 2008).

Dentro de las regiones fuertemente amenazadas se encuentra el estado de Veracruz, el cual presenta una gran heterogeneidad medioambiental y una extraordinaria riqueza biológica, la cual se encuentra amenazada debido a la ampliación de la frontera agrícola y ganadera, que en los últimos años ha ocasionado la desaparición de la vegetación original a un ritmo importante (Castillo-Campos et al., 2005). Particularmente la región de Los Tuxtlas ha sido severamente dañada (Ver Dirzo y García, 1992; Guevara et al., 2004a). Para el año 1996, Estrada y Coates-Estrada estimaron que el 75% de la selva original había desaparecido, mientras que un 20% se encontraba en fragmentos aislados y solo el 5% consistía en selva continua.

El cambio de uso de suelo representa una de las principales causas de la pérdida de los ecosistemas; la remoción de la cubierta vegetal trae consecuencias ambientales a escala local, regional y global, tales como el deterioro de los servicios ambientales y el aislamiento de fragmentos de selva (Guevara et al., 2004b). Además, ocasiona cambios en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (dados por cambios en la composición específica y densidad de las especies que habitan estos ecosistemas), la reducción de la disponibilidad y la calidad de las aguas superficiales y subterráneas, la escasez y baja producción de muchos productos que se derivan directa o indirectamente de los recursos naturales que proveen (SEMARNAT, 2013) y la pérdida de la biodiversidad por la destrucción, modificación y fragmentación del hábitat (Foley et al., 2005).

Por otra parte, las propiedades físicas y químicas del suelo se ven modificadas puesto que, se afecta la calidad y cantidad de materia orgánica que se deposita en el suelo; como consecuencia, éste queda desnudo expuesto a la intensa radiación, a la lluvia y a la erosión, lo que modificada su temperatura y humedad, así como el ciclo de nutrientes; todos estos cambios se ven reflejados en los microorganismos del suelo (Mendonça-Santos et al., 2006).

Diversos estudios han evaluado el efecto que el cambio de uso de suelo tiene sobre la biota edáfica y como este modifica considerablemente las condiciones del suelo que a su vez provocan la pérdida de biodiversidad; en particular se ha encontrado que la abundancia y riqueza de nematodos es mayor en sistemas naturales y en regeneración natural que en sistemas manejados (cultivo y

pastizales) (Franco-Navarro, 2009), mientras que la riqueza de algunos organismos que conforman la macrofauna edáfica (escarabajos, miriápodos, blátidos y hormigas) no solo disminuye en aquellos sitios vinculados con la pérdida de la cubierta vegetal, sino también se ha observado un alto recambio de especies como consecuencia del cambio de uso de suelo (García et al., 2009; Rojas et al., 2009). En el caso de organismos como las lombrices la presencia de especies nativas se ve afectada por la pérdida de la cobertura vegetal y la perturbación (Fragoso et al., 2009).

El abandono de sistemas agropecuarios permite que se presente un proceso de recuperación o regeneración y con esto el crecimiento de vegetación secundaria (Guevara, 2010). Dado que los HMA establecen una asociación mutualista con una enorme variedad de especies vegetales, a las que proveen de múltiples beneficios a nivel individual como ecosistémico; pueden ser consideradas especies clave para el restablecimiento de las comunidades vegetales después de presentarse un disturbio. Por tanto, el alcance de este trabajo es analizar los cambios que la comunidad de HMA presente en el suelo sufre a lo largo del proceso sucesional. Y determinar si existe un patrón en el comportamiento (reflejado en esporulación y riqueza de especies) de los HMA conforme madura el ecosistema.

## **2 MARCO TEÓRICO**

### *2.1 La micorriza arbuscular*

Los microorganismos del suelo constituyen el mayor reservorio de biodiversidad en el mundo y son cruciales para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Kapoor y Mukerji, 2006); gran parte de ellos se encuentran presentes en la región inmediata alrededor de las raíces de las plantas, la rizósfera (Das y Varma, 2009). Estas poblaciones microbianas están conformadas principalmente por bacterias, actinomicetos, hongos, nemátodos del suelo y protozoos: la mayoría de estos microorganismos juegan un papel importante como saprobios, parásitos o simbioses (Manoharachary y Mukerji, 2006).

Cerca del 90% de todas las familias de plantas vasculares tienen relaciones simbióticas con microorganismos del suelo, donde las relaciones mutualistas entre plantas y hongos son muy comunes (Das y Varma, 2009). Tal es el caso de la micorriza, asociación mutualista altamente evolucionada, que se establece entre hongos del suelo y las raíces de las plantas (Brundrett, 1991),

en la que la planta le provee al hongo carbohidratos y el hongo le da a cambio beneficios en la absorción de nutrientes o cierta protección contra patógenos (Cuenca, 2015).

La micorriza arbuscular (MA), es el tipo de asociación micorrízica más antiguo (con fósiles de *Aglaeophyton* del Devónico) y el más común debido a que se forma en una enorme variedad de plantas huésped (briofitas, pteridofitas y angiospermas), asimismo posee una amplia distribución en el mundo, especialmente en los trópicos (Smith y Read, 2008). Se estima que más del 80% de todas las plantas terrestres forman este tipo de asociación (Goltapeh et al., 2008). Los hongos que la forman se denominan hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) los cuales pertenecen al phylum Glomeromycota (Schüßler et al., 2001; Tedersoo et al., 2018), grupo del cual se han descrito alrededor de 230 especies a nivel mundial (Cuenca, 2015), agrupadas en una clase (Glomeromycetes), cuatro órdenes (Diversisporales, Glomerales, Archaeosporales y Paraglomerales), once familias y 25 géneros (Redecker et al., 2013), basados en una clasificación natural de filogenia molecular combinada con evidencia morfológica (Schüßler y Walker, 2010).

Los HMA son organismos asexuales y simbioses obligados (Schüßler et al., 2001), que dependen de su capacidad para colonizar una planta hospedera para poder finalizar su ciclo de vida (Goltapeh et al., 2008), no así la planta puede ser obligada, facultativa o no micorrízica (Ramos et al., 2010).

La simbiosis es biotrófica y, normalmente, mutualista (Smith y Read, 2008), ya que los hidratos de carbono producidos por las plantas se translocan (por lo general desde las hojas) a los tejidos de la raíz y luego al hongo, a cambio, la planta adquiere una gran superficie de micelio que le permite absorber agua y nutrientes minerales del suelo, mejorando así la capacidad de absorción de minerales de las raíces de la planta (Das y Varma, 2009). Las interacciones a largo plazo se basan en gran medida en la transferencia de nutrientes de forma bidireccional entre los simbioses, a veces complementadas con otros beneficios, como tolerancia a la sequía y/o a enfermedades (Smith y Read, 2008).

Estos hongos se caracterizan por la formación de estructuras ramificadas llamadas arbusculos (de ahí su nombre), los cuales se forman dentro de las células corticales de la raíz (Bever et al., 2001). Los arbusculos constituyen el área de intercambio de nutrientes entre el hongo y la planta hospedera (Entry et al., 2002), éstos aumentan el área de contacto entre ellos y se cree que son los principales sitios de intercambio de carbono de la planta por fósforo del hongo (Bever et al., 2001).

Existen otro tipo de estructuras que también son importantes dentro de esta asociación (Fig. 1), las cuales pueden formarse dentro de las raíces de la planta huésped (intrarradicales), como vesículas, células auxiliares, hifas y esporas o como es el caso de estas últimas que también se pueden formar fuera de ellas (estructuras extrarradicales) (Souza, 2015).

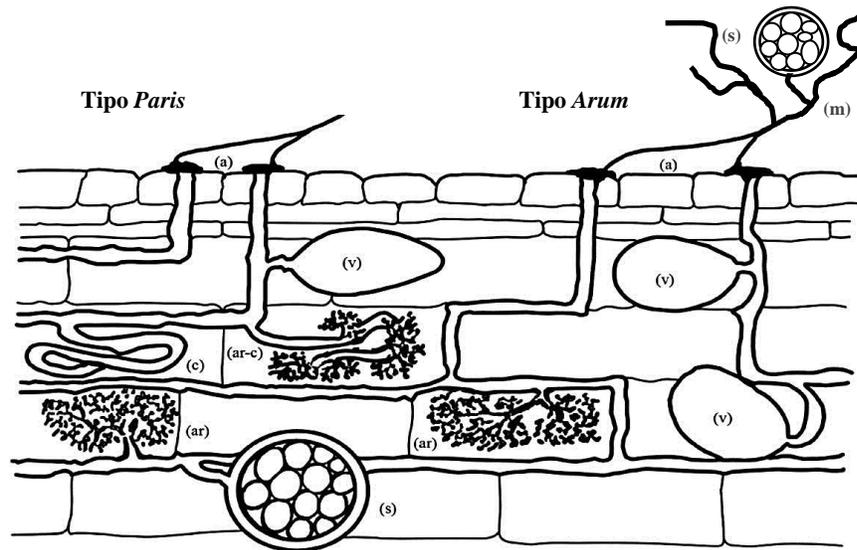


Figura 1. Esquema de las estructuras intrarradicales y extrarradicales de los HMA. (a) apresorios; (ar) arbuscúlos; (c) ovillos; (s) esporas; (v) vesículas y (m) micelio extrarradical. Existen dos vías a través de las cuales las hifas de los HMA, pueden penetrar dentro de la raíz (i) tipo *Paris* donde el desarrollo de las hifas es exclusivamente intracelular, formando ovillos en las células corticales de la raíz de la planta hospedera, que posteriormente se diferencian en arbuscúlos (ar-c) y (ii) tipo *Arum*, donde el desarrollo de las hifas es principalmente intercelular y forma arbuscúlos en las células corticales de la raíz. Modificado de Willis (2013).

Los HMA son un constituyente relevante de la comunidad microbiana del suelo y representan cerca del 10% o más de la biomasa microbiana, son ecológicamente importantes puesto que participan en los principales ciclos biogeoquímicos (González, 2011) y constituyen el vínculo entre los componentes bióticos y abióticos de los ecosistemas (O'Neill et al., 1991), siendo la interfaz entre la planta y el suelo (Dickie, et al., 2013). Su abundancia y presencia en todos los ecosistemas sugiere que esta comunidad microbiana debe desarrollar un papel ecológico relevante en el suelo y en beneficio de su planta hospedera (González, 2011).

## 2.2 *La sucesión ecológica*

Actualmente el paisaje del trópico húmedo se caracteriza por ser un mosaico heterogéneo compuesto por fragmentos de selva, grandes áreas transformadas en campos agropecuarios, campos degradados en estado de abandono y vegetación secundaria (Guevara et al., 2005; Martínez-Ramos y García-Orth, 2007).

Gran parte de esta vegetación secundaria se desarrolla como producto de la regeneración natural de campos abandonados, que originalmente estaban cubiertos por selvas húmedas (Brown y Lugo 1990; ITTO, 2002; Martínez-Ramos y García-Orth, 2007), vegetación que ha sido comúnmente conocida como “acahual” (Guevara, 2010; Guevara et al., 2005).

La regeneración natural es el proceso mediante el cual ocurre un recambio de un conjunto de árboles, que han llegado a la etapa madura, por otros, en un espacio y tiempo definido (Martínez-Ramos, 1994); cada tipo de vegetación presenta cierta capacidad de regeneración natural, que ocurre cuando finaliza la perturbación y el sitio queda abandonado. Esta capacidad de regeneración puede estar favorecida o limitada por las condiciones del suelo (fertilidad y estructura) (Guevara, 2010), la disponibilidad de recursos, la dispersión de semillas del paisaje circundante (Chazdon, 2014), la disponibilidad de propágulos de especies nativas y el grado de alteración ambiental (Martínez-Ramos y García-Orth, 2007).

La perturbación causa cambios abruptos o pérdidas de biomasa, generalmente asociados con cambios similares en la función del ecosistema (del Moral et al., 2007), la regeneración natural puede ocurrir desde una pequeña parte o en un ecosistema, y consiste en el rebrote o restablecimiento de estas unidades (Chazdon, 2014).

La sucesión es un proceso vinculado al conjunto de especies que componen un ecosistema particular (Chazdon, 2014), por medio del cual la composición de especies y el sustrato asociado sufren cambios a través del tiempo; esto acompañado del desarrollo del ecosistema (Prach y Walker, 2011; Walker et al., 2007) y que tiende a la madurez del mismo. Este proceso ocurre después de presentarse un disturbio (Prach y Walker, 2011), ya sea de origen natural (huracán, erupción volcánica, incendio) o antropogénico (cambio de uso de suelo, deforestación) (Chazdon, 2003; Waide y Lugo, 1992) para regresar al estado original previo a la perturbación.

La respuesta de un ecosistema frente al disturbio, es decir los cambios ecológicos que sufre, así como la velocidad con la que ocurren, dependen del tipo, extensión, intensidad y frecuencia del mismo (Waide y Lugo, 1992).

La sucesión primaria se produce después de un disturbio severo tras el cual se forma un nuevo sustrato. Involucra un cambio de especies, en un sustrato generalmente sin un legado biológico sobreviviente, como plantas, animales o microorganismos del suelo, por lo que la regeneración es impulsada desde fuera del sitio por dispersión y colonización de especies; la falta de sobrevivientes provoca que la trayectoria del desarrollo sea impredecible y surjan muchas alternativas (del Moral et al., 2007; Walker y del Moral 2003).

Por otro lado, la sucesión secundaria ocurre después de un disturbio severo, tras el cual puede persistir parte de la comunidad preexistente (del Moral et al., 2007) del cual se desarrolla una nueva comunidad. Si bien la sucesión secundaria es un proceso que se presenta en ecosistemas de bosques tropicales después de un disturbio natural (huracanes y caídas de árboles debido a la senescencia), actualmente áreas de vegetación secundaria han ido en aumento como resultado principalmente de disturbios antropogénicos como la explotación forestal y la conversión de selvas en pastizales y tierras agrícolas (Brown y Lugo 1990).

La recuperación después de los impactos humanos puede seguir cualquiera de los dos procesos; factores como la extensión de la degradación del suelo, la vegetación remanente, la intensidad del uso de la tierra, la fertilidad del suelo y la matriz del paisaje circundante influyen fuertemente en la naturaleza y tasa de los procesos sucesionales (Chazdon, 2003, 2008; Fig. 2).

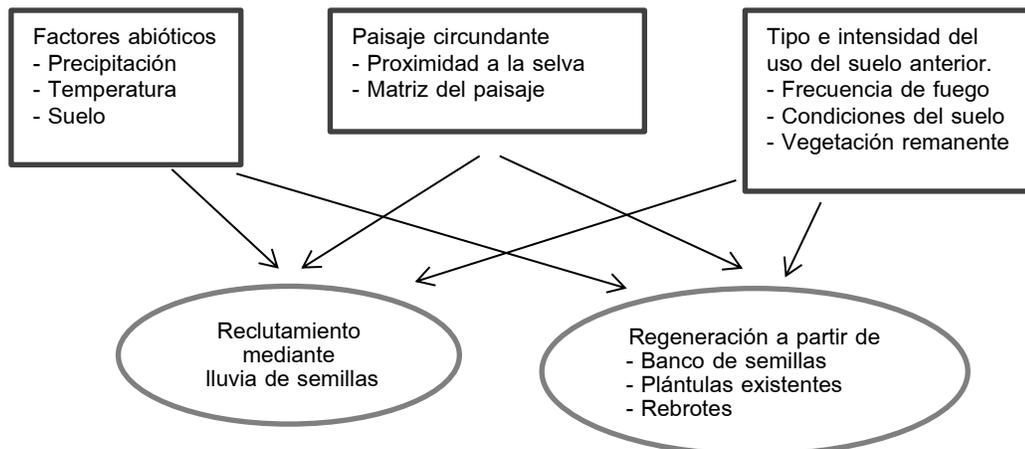


Figura 2. Factores que afectan (recuadros) de diferente manera la regeneración (elipses) de los campos tropicales abandonados. Modificado de Holl (2007).

Todos los ecosistemas se componen por elementos subterráneos y superficiales que interactúan entre sí para impulsar las propiedades de la comunidad y del ecosistema. El recambio de especies vegetales que se produce a lo largo de todas las etapas de la sucesión es un componente importante del desarrollo del ecosistemas que produce cambios en la vegetación dominante y en las especies presentes; esto influye de modo importante en la entrada de recursos al suelo y en la composición y abundancia de la biota edáfica (Wardle y Peltzer, 2007). Es así que las plantas pueden influir en las propiedades del suelo a través del aporte de compuestos químicos (exudados de la raíz) y materia orgánica, afectando la temperatura superficial del suelo, su pH, la humedad, la presión de oxígeno y disponibilidad de nutrientes como carbono y nitrógeno (Philippot et al., 2013; van der Putten et al., 2013), de modo que esta serie de cambios que se presentan durante la sucesión modifican el medio, permitiendo el posterior establecimiento de otras especies.

A su vez los organismos del suelo afectan a las comunidades vegetales a través de dos vías: la vía directa la cual implica a organismos que afectan a las plantas a través de estar íntimamente asociados con sus raíces, es el caso de los hongos micorrízicos y de organismos que se alimentan o son patógenos de las raíces, mientras que la vía indirecta involucra a los desintegradores que indirectamente afectan el crecimiento de la planta a través de la mineralización o inmovilización de los nutrientes disponibles (Wardle y Peltzer, 2007).

Varios estudios han demostrado estas interacciones, en un trabajo realizado en la Estación Biológica La Selva en Costa Rica por Carney y Matson (2005), encontraron que la diversidad de plantas tuvo un efecto significativo en la composición y abundancia de la comunidad microbiana, a su vez, estos cambios mostraron efectos en procesos ecológicos que estos organismos controlan como la descomposición. En el caso de los HMA, Husband et al. (2002) trabajaron en un bosque tropical en la República de Panamá, con plántulas de *Tetragastris panamensis*, donde observaron que a medida que las plántulas maduraron, la diversidad de hongos disminuyó. Por otro lado, Van der Heijden et al. (1998) observaron en un estudio en microcosmos que la diversidad de HMA es un factor importante que contribuye al mantenimiento de la productividad y biodiversidad de plantas y al funcionamiento del ecosistema.

Existen otros factores que afectan la composición y abundancia de las comunidades microbianas, Stürmer y Siqueira (2011) encontraron que el cambio de uso de suelo influye en la frecuencia, abundancia y diversidad de esporas de HMA. Por otro lado, Álvarez-Sánchez et al.

(2012) examinaron las relaciones entre la diversidad de HMA, la diversidad de plantas y la latitud a través de una variedad de tipos de vegetación y niveles de perturbación y demostraron que el disturbio influye fuertemente en la diversidad y riqueza de esporas de estos hongos.

Esto indica que las comunidades microbianas del suelo se ven afectadas en cuanto a composición y abundancia por los cambios que ocurren en el entorno durante el proceso de sucesión, así como por alteraciones en el medio como consecuencia de las actividades humanas.

### 2.3 *Importancia ecológica de los HMA*

Los HMA proveen a las plantas de múltiples beneficios a nivel individual como ecosistémico. Facilitan a la planta la absorción de nutrientes como P, N y K y promueven el crecimiento vegetal (Porrás-Soriano et al., 2009), el hongo a través del micelio extrarradical permite a la planta aumentar el volumen de suelo que puede explorar, de tal forma que la absorción de nutrientes y agua sea más eficiente cuando estos recursos se encuentran limitados (Smith y Read, 2008) o son de poca movilidad como el P, lo que representa una ventaja con respecto a las plantas no micorrizadas (Barrer, 2009). También contribuye a la absorción de micronutrientes como Ca, Na, Zn, Mg y K (Willis et al., 2013).

Por otro lado, una serie de interacciones tienen lugar entre los HMA y otros microorganismos del suelo, las cuales pueden tener un efecto benéfico sobre la salud de la planta hospedera, aumentando su resistencia y/o tolerancia a patógenos y herbívoros (Asmelash et al., 2016) o inhibiéndolos mediante la producción de antibióticos (Tahat et al., 2010). Incluso el hongo puede competir con los patógenos de la planta por nutrientes y espacio, o bien, inducir resistencia en la planta o provocar cambios químicos en los exudados de la raíz (Tahat et al., 2010). Promueven la síntesis de metabolitos secundarios por parte de la planta (Gianinazzi et al., 2010) lo cual puede inhibir la herbivoría o seleccionar grupos microbianos benéficos para esta. Un ejemplo es la interacción entre rizobios y los HMA en leguminosas, ambas simbiosis actúan sinérgicamente cuando se encuentran en la misma planta proporcionándole mayores tasas de absorción de nutrientes, principalmente de fósforo y nitrógeno (Das y Varma, 2009) o incrementando la nodulación en las raíces (Andrade et al., 2004).

Estos hongos permiten a las plantas tolerar condiciones de estrés como alta salinidad (Porras-Soriano et al., 2009), presencia de metales pesados (Miransari, 2016; Tahat et al., 2010), sequía y compactación del suelo (Miransari, 2016).

Además, contribuyen a la estabilidad y agregación del suelo por la acción combinada del micelio y de una sustancia proteica insoluble e hidrofóbica producida por las hifas, denominada glomalina, los cuales ayudan a la formación de macroagregados (Bedini et al., 2009; Miller y Jastrow, 2000). El micelio crece entre la matriz del suelo y mantiene las partículas del suelo unidas entre sí, las hifas junto con las raíces de las plantas ayudan a crear y estabilizar los macroagregados y la glomalina actúa como un pegamento que reduce la disrupción de estos durante eventos de sequía y humedad, retardando el movimiento del agua entre los poros (Miller y Jastrow, 2000), lo que favorece la retención de agua, contrarresta la erosión e influye en el almacén de carbono en el suelo (Bedini et al., 2009; Miller y Jastrow, 2000).

A través de estas redes de micelio los HMA pueden colonizar e interconectar plantas de la misma o de diferentes especies, lo que permite redistribuir los recursos (carbono, nitrógeno y fósforo) dentro de las comunidades vegetales (van der Heijden y Horton, 2009; Giovannetti, 2008) y contribuir al reciclaje de nutrientes. También pueden alterar las relaciones planta-planta mediante la transferencia de señales de advertencia o aleloquímicos cuando estas son atacadas y se encuentran dentro de una misma red micorrízica (Bücking et al., 2016).

Por otra parte los HMA impulsan la sucesión (Zobel y Öpik, 2014), ya que influyen de manera diferencial en el establecimiento, supervivencia, crecimiento y reproducción de especies herbáceas y arbóreas de las primeras fases de la sucesión tropical (Zangaro y Rondina, 2016), facilitan el establecimiento de plántulas (van der Heijden y Horton, 2009), previenen la invasión de especies exóticas a través del incremento de la supervivencia, establecimiento y diversidad de plantas nativas (Asmelash et al., 2016) e influyen en el mantenimiento de la productividad y el aumento de biodiversidad de las comunidades vegetales, así como en el funcionamiento de los ecosistemas (van der Heijden et al., 1998) mediante el mejoramiento de la adecuación y de la equitatividad de las especies (Asmelash et al., 2016).

Los beneficios que ofrece esta relación permite concebir a los HMA como un mecanismo potencial para mejorar significativamente el éxito de la restauración ecológica (Asmelash et al., 2016).

## 2.4 Esporas de HMA

Los hongos MA pueden colonizar a las plantas a través de tres tipos de propágulos: esporas, fragmentos de hifas o raíces colonizadas (Bever et al., 2001; Smith y Read, 2008).

Las esporas son estructuras asexuales de propagación y supervivencia, que tienen paredes resistentes (Cuenca, 2015); en su interior contienen lípidos, citoplasma, y numerosos núcleos (Souza, 2015), que van de 800 a alrededor de 35 000 dependiendo de la especie (Smith y Read, 2008) son generalmente esféricas y pueden medir entre 22 y 1050  $\mu\text{m}$  de diámetro (Souza, 2015); son el principal agente de dispersión (Cuenca, 2015) y se pueden encontrar en el interior de las raíces de su planta huésped, individualmente en el suelo, formando masas densas no estructuradas o formando esporocarpos en o cerca de la superficie del suelo (Schüßler y Walker, 2010; Fig. 3).



Figura 3. Esporas de HMA. **A.** *Rhizophagus fasciculatus* nótese la hifa de sostén (flecha). **B.** Esporas vistas sobre portaobjetos 10x. p = pared de la espóra.

El desarrollo de la simbiosis comienza con la germinación de las esporas la cual depende de que se produzcan condiciones bióticas y abióticas favorables como niveles adecuados de humedad, temperatura, pH, nutrientes, materia orgánica, la presencia de ciertos microorganismos del suelo y la acción de contaminantes (Souza, 2015).

Cuando la espóra germina su tubo germinal va en busca de una raíz hospedera para establecer la asociación simbiótica, si no tiene éxito, o las condiciones ambientales son desfavorables, esta se divide en septos recuperando parte de su contenido citoplásmico y degenera (Reyes, 2002), esta estrategia permite a la espóra conservar su recurso energético. Posteriormente la espóra puede producir otro tubo germinal o permanecer en reposo hasta que se produzca la

germinación provocada por la proximidad de una raíz (Willis et al., 2013). Las esporas pueden mantener la capacidad de germinar a lo largo de varios años y pueden presentar latencia; por lo tanto pueden ser una fuente de inóculo viable en el suelo (Öpik et al., 2008), gracias a esto y a sus paredes rígidas y resistentes pueden permanecer en el suelo por largos periodos y en condiciones climáticas variables (Reyes, 2002).

La germinación de las esporas puede tener lugar de maneras diferentes: mediante la emergencia del tubo de germinación a partir de la hifa de sostén o el rebrote de la hifa de sostén común en muchas especies de *Glomus*, a través de los escudos de germinación, como en *Scutellospora*, o de una estructura especializada llamada orbe como en *Acaulospora* o directamente a través de la pared de la espora como en *Gigaspora* y algunos *Glomus* (Giovannetti et al., 2010; Siqueira et al., 1985).

Históricamente, la mayoría de las especies de HMA se han descrito y nombrado a partir de la morfología de sus esporas (Schüßler y Walker, 2010), con base en características como color, textura, tamaño y forma de la espora, número, grosor, estructura, ornamentación y tinción a reactivos (reactivo Melzer) de las paredes; así como también características de la hifa de sostén, procesos de germinación, producción de esporas y asociación micorrízica dentro de las raíces (Reyes, 2002, 2011).

Las esporas de los HMA se pueden obtener del suelo y luego ser clasificadas en diferentes tipos morfológicos, a fin de obtener su abundancia y reconstruir la estructura de la comunidad o simplemente para obtener una medida de la riqueza de especies (Sanders, 2004). Muchos trabajos han utilizado la cuantificación de esporas como indicador de la diversidad de HMA, sin embargo, es reconocido que no existe necesariamente una relación entre el número de esporas y la colonización (Clapp et al., 1995), debido a que algunas especies de HMA podrían estar presentes en baja frecuencia, pero producir muchas esporas, mientras que otras podrían ser muy abundantes, pero apenas producir esporas (Sanders, 2004); por otro lado, la composición de especies dentro de las raíces puede no estar reflejada en las esporas del suelo (Clapp et al., 1995). Por tanto, la presencia de una especie en la "comunidad de esporas" no siempre refleja su abundancia como micelio o su importancia fisiológica como simbionte de las plantas (Landis et al., 2004). Por ello se han desarrollado métodos moleculares para identificar especies de HMA a partir de otras estructuras como las raíces de la planta hospedera (Rosendahl y Stukenbrock, 2004).

A pesar de estas limitantes las esporas constituyen información importante con respecto a las especies potencialmente capaces de colonizar las raíces de las plantas en un lugar determinado, también revelan algunas propiedades biológicas y funcionales de las especies (Öpik et al., 2008) sirven como indicadores de su distribución ecológica y reflejan un registro actualizado de la reproducción reciente de los HMA (Landis et al., 2004).

## 2.5 Riqueza y abundancia de HMA en ecosistemas tropicales

Existen diversos estudios enfocados a medir la riqueza y abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en ecosistemas tropicales. La riqueza de especies de HMA que se ha reportado en estos sistemas es variable, desde 13 (Lovelock et al., 2003) hasta 61 especies (Stürmer y Siqueira, 2011) de estos hongos, donde se observa un patrón general en el cual las especies del género *Glomus* tienden a ser dominantes y en segundo lugar especies de *Acaulospora*; en contraste, los géneros *Entrophospora*, *Gigaspora* y *Scutellospora* son los menos abundantes (Cuadro 1).

Stürmer y Siqueira (2011) trabajaron en seis usos de suelo en la Amazonia brasileña occidental, donde reportaron una riqueza total de 61 especies de HMA, repartidos en seis géneros; especies de *Acaulospora* produjeron el mayor número de esporas. La vegetación secundaria joven presentó el mayor número de especies (50) y el pastizal presentó el valor más bajo con 23.

Zhao et al. (2003) encontraron una riqueza de 27 especies de HMA en sitios de selva húmeda en Xishuangbanna, China, pertenecientes a cinco géneros. Nuevamente los géneros con mayor frecuencia fueron *Glomus* y *Acaulospora*.

Picone (2000) comparó la abundancia de esporas y diversidad de HMA en suelos de selva húmeda y pastizales en Nicaragua y Costa Rica, donde reportó una riqueza total de 28 especies de HMA. Las esporas más comunes fueron *Glomus* y *Acaulospora* fue el género con más especies registradas; la composición de las comunidades fúngicas fue similar en ambos ecosistemas. Además, comparó la diversidad de HMA entre sitios (localmente) y entre ecosistemas (regionalmente). La diversidad local de HMA no se redujo como resultado de la conversión de selva a pastizales, sin embargo, la diversidad  $\beta$  fue significativamente mayor en selva.

Cuadro 1. Presencia de hongos micorrizógenos arbusculares en algunos ecosistemas tropicales.

<b>AUTOR</b>	Picone (2000)	Zhao et al. (2003)	Lovelock et al. (2003)	Zhang et al. (2004)	Stürmer y Siqueira (2011)
<b>PAÍS</b>	Nicaragua y Costa Rica	China	Costa Rica	China	Brasil
<b>TIPO DE VEGETACIÓN</b>	Selva húmeda y pastizales	Selva húmeda	Selva húmeda	Selva húmeda y áreas deforestadas	Selva húmeda, bosque secundario joven, bosque secundario viejo, sistema agroforestal, cultivo y pastizal
<b>RIQUEZA DE ESPECIES</b>	28	27	13	44	61
<b>GÉNEROS CON MAYOR NÚMERO DE ESPECIES</b>	<i>Acaulospora</i> (11) y <i>Glomus</i> (10)	<i>Glomus</i> (13) y <i>Acaulospora</i> (9)	<i>Acaulospora</i> (7) y <i>Glomus</i> (3)	<i>Glomus</i> (32) y <i>Acaulospora</i> (6)	<i>Glomus</i> (35) y <i>Acaulospora</i> (16)
<b>GÉNEROS CON MENOR NÚMERO DE ESPECIES</b>	<i>Gigaspora</i> (2), <i>Entrophospora</i> (1) y <i>Sclerocystis</i> (1)	<i>Sclerocystis</i> (3), <i>Gigaspora</i> (1) y <i>Scutellospora</i> (1)	<i>Scutellospora</i> (2) y <i>Gigaspora</i> (1)	<i>Archaeospora</i> , <i>Entrophospora</i> y <i>Gigaspora</i> (2)	<i>Entrophospora</i> (2) y <i>Gigaspora</i> (1)

En México se han descrito 104 especies de HMA (Chimal-Sánchez et al., 2016) no obstante, el elevado número de ecosistemas y la gran diversidad de plantas que existen en el país sugieren que podría ser un hotspot en cuanto a HMA se refiere (Montaño-Arias et al., 2012). Por ser especies que se encuentran más ampliamente distribuidas en los trópicos y ser de gran importancia en suelos de selvas húmedas pobres en fósforo disponible, Varela y Trejo (2001) consideran a los ecosistemas tropicales como reservorios potenciales de especies no descritas.

Álvarez-Sánchez et al. (2017) identificaron 49 especies de HMA, en la selva Lacandona, Chiapas. Concluyeron que es el segundo sitio más rico en especies de HMA en México reportado hasta la fecha, después de las 60 especies reportadas por Violi et al (2008). *Acaulospora* y *Glomus* fueron los géneros más abundantes y con la mayor riqueza de especies (Cuadro 2).

De forma particular para la región de Los Tuxtlas, existen algunos trabajos en selva húmeda (Cuadro 2) como son el de Sánchez-Gallen (2011) quien analizó la estructura de la comunidad de HMA en fragmentos de vegetación remanente de selva de diferentes tamaños, reportó una riqueza de 43 especies de HMA de las cuales los géneros con más especies fueron *Glomus* y *Acaulospora*. Además encontró que el tamaño del fragmento estaba relacionado de forma inversa con la estructura de la comunidad de HMA (riqueza observada, diversidad y equitabilidad).

Por otra parte, Varela et al. (2009) estudiaron como el cambio de uso de suelo afectaba la diversidad de esporas de HMA a lo largo de un gradiente de perturbación. Sus resultados demostraron que la diversidad disminuye como consecuencia del cambio de uso de suelo; la mayor riqueza de especies se registró en selva (31), mientras la más baja (25 especies) se encontró en pastizales. El grado de perturbación determinó cambios en la diversidad de HMA a nivel regional, mientras que el cambio de uso de suelo repercutió en la abundancia de esporas a nivel local.

En otro trabajo realizado por Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999) encontraron que el disturbio no afectó la riqueza ni la abundancia de esporas en esta selva húmeda, es decir no hubo diferencias entre sitios de dosel cerrado y claros de selva.

Cuadro 2. Presencia de hongos micorrizógenos arbusculares en algunos ecosistemas tropicales de México.

<b>AUTOR</b>	Guadarrama y Álvarez-Sánchez, (1999)	Luna (2009)	Varela et al. (2009)	Sánchez-Gallen (2011)	Álvarez-Sánchez et al. (2017)
<b>REGIÓN</b>	Los Tuxtlas, Veracruz	Los Tuxtlas, Veracruz	Los Tuxtlas, Veracruz	Los Tuxtlas, Veracruz	Selva Lacandona, Chiapas
<b>TIPO DE VEGETACIÓN</b>	Selva húmeda	Selva húmeda	Selva húmeda, cultivo, sistema agroforestal y pastizal	Selva húmeda	Selva húmeda y potreros
<b>RIQUEZA DE ESPECIES</b>	16	19	44	43	49
<b>GÉNEROS CON MAYOR NÚMERO DE ESPECIES</b>	<i>Glomus</i> (8)	<i>Glomus</i> (10) y <i>Acaulospora</i> (6)	<i>Glomus</i> (21) y <i>Acaulospora</i> (19)	<i>Glomus</i> (13) y <i>Acaulospora</i> (11)	<i>Acaulospora</i> (15) y <i>Glomus</i> (10)
<b>GÉNEROS CON MENOR NÚMERO DE ESPECIES</b>	<i>Acaulospora</i> (3), <i>Sclerocystis</i> (3) y <i>Gigaspora</i> (2)	<i>Archaeospora</i> , <i>Gigaspora</i> y <i>Scutellospora</i> (1)	<i>Scutellospora</i> (2) <i>Entrophospora</i> (1) y <i>Gigaspora</i> (1)	<i>Ambispora</i> , <i>Claroideoglomus</i> , <i>Entrophospora</i> y <i>Redeckera</i> (1)	<i>Septoglomus</i> , <i>Dominikia</i> , <i>Gigaspora</i> , <i>Entrophospora</i> , <i>Archaeospora</i> y <i>Racocetra</i> (1)

## 2.6 Factores que afectan la diversidad y abundancia de esporas de HMA

La esporulación es un aspecto importante del ciclo de vida de los HMA, ya que refleja la existencia de ciertas especies en el ecosistema y su capacidad para colonizar a otras plantas; puede verse afectada de forma directa o indirecta por factores bióticos y abióticos.

Dentro de los factores bióticos se ha encontrado que el número de esporas producidas por las especies de HMA se ve alterada significativamente dependiendo del huésped con el que se forme la asociación y que esta dependencia junto con las diferencias en la composición de la comunidad vegetal puede explicar la variación en la composición y distribución de la especies fúngicas (Bever et al., 1996; Chaudhary et al., 2008). Por otro lado, la distribución de los HMA se puede ver afectada debido a las propiedades intrínsecas de cada especie como su capacidad de dispersión, historia de vida (Chaudhary et al., 2008) y patrones de esporulación.

A su vez los hongos micorrizógenos interactúan con una amplia variedad de organismos en la rizosfera, observándose como resultado interacciones positivas, neutras o negativas, que promueven o inhiben su crecimiento (Das y Varma, 2009). Además, pueden influir de manera directa en su distribución a través de una variedad de mecanismos como dispersión, micofagia, competencia y facilitación (Chaudhary et al., 2008). Muchos organismos del suelo como colémbolos y otros microartrópodos se alimentan de las esporas de estos hongos reduciendo su distribución (Klironomos y Moutoglís, 1999) o aumentándola al actuar como agentes de dispersión tal es el caso de las lombrices y las hormigas (Harinikumar y Bagyaraj, 1994). Por otro lado, se ha demostrado la importancia de otros organismos que habitan en la superficie como pequeños mamíferos en la dispersión de esporas (Mangan y Adler, 1999) y particularmente de roedores en regiones tropicales (Mangan y Adler, 2002; Janos et al., 1995).

La relación entre los HMA de la misma o diferente especie influye a su vez en la composición de la comunidad de HMA (Chaudhary et al., 2008), la presencia de una especie puede reducir la producción de esporas de otra especie o puede ocurrir que especies pertenecientes al mismo género se vean igualmente favorecidas (Leckberg et al., 2007).

Factores abióticos, como la precipitación o las propiedades físico-químicas del suelo, pueden influir directamente en el hábitat disponible de una especie, lo que afecta la capacidad de un organismo para colonizar y existir en un lugar determinado (Chaudhary et al., 2008).

Factores climáticos, como la precipitación y la temperatura, pueden influir de manera directa en la distribución de las especies de HMA. Beena et al. (2000) estudiaron los efectos de la estacionalidad en dunas costeras y encontraron que la riqueza y abundancia de esporas fue mayor durante el verano, además, se ha demostrado que la comunidad de HMA responde a la temporalidad y a eventos de disturbio esporulando y reduciendo su actividad durante la época de sequía (Guadarrama et al., 2014). Por otro lado, Cuevas (2016) al trabajar en una selva estacional no encontró diferencias en la riqueza y abundancia de esporas entre temporadas, sin embargo, la estacionalidad influyó fuertemente en el recambio de especies en cada temporada. Además, puede influir de forma diferencial en el comportamiento de las especies, por ejemplo, *Acaulospora colossica* esporula con más frecuencia en la temporada cálida, mientras que *Gigaspora gigantea* lo hace en la temporada fría (Pringle y Bever, 2002).

La precipitación puede alterar el contenido de humedad del suelo, las tasas de evapotranspiración y la productividad de las plantas, lo cual puede repercutir en la comunidad de hongos (Chaudhary et al., 2008), el contenido de agua en el suelo tiene efectos variables sobre la germinación de esporas dependiendo de la especie, no obstante, es probable que los ciclos de humedad y sequía del suelo sean los factores más importantes que afectan la supervivencia, la germinación y, por tanto, la infectividad de los HMA en la naturaleza (Giovannetti et al., 2010).

La germinación de las esporas de HMA está fuertemente afectada por la temperatura, la temperatura óptima de germinación difiere en cada especie. En general, la MA se forma en temperaturas que oscilan entre los 18 y 40 °C con un óptimo para la mayoría de las especies cercano a los 30 °C (Entry et al., 2002), las diferencias en los rangos de temperatura que afectan la germinación de las esporas refleja las diferencias en los ambientes de los cuales fueron aislados los hongos (Giovannetti et al., 2010).

Existen varios trabajos que han demostrado cómo el tipo de suelo y las propiedades edáficas, como la textura, la estructura, el contenido de materia orgánica, el pH y la dinámica de macronutrientes y micronutrientes pueden influir en la estructura de la comunidad de HMA (Giovannetti, 2000; Oehl et al., 2010). En suelos con mayor cantidad de arcillas tiende a ser más común la presencia de especies del género *Glomus*, mientras que en suelos con mayor contenido de arena especies de *Gigaspora* y *Scutellospora* (Leckberg et al., 2007; Landis et al., 2004).

Otro factor como el pH del suelo afecta la disponibilidad de nutrientes y el funcionamiento de las plantas, la evidencia sugiere que diferentes especies de HMA varían en sus rangos de pH (Chaudhary et al., 2008), algunas especies de hongos forman fácilmente micorrizas arbusculares en suelos de pH bajo, mientras que otras especies forman micorrizas en suelos de pH más alto (Entry et al., 2002).

Se ha encontrado que especies de la familia Gigasporaceae se encuentran principalmente en suelos ácidos, con bajos niveles de humedad y carbono orgánico, mientras que especies de la familia Glomeraceae son más frecuentes en suelos con pH de neutro a alcalino con alto contenido de humedad y carbono orgánico (Leckberg et al., 2007).

En cuanto a la disponibilidad de nutrientes, el nitrógeno es un elemento muy importante que se encuentra en la solución del suelo (IFA/FAO, 2002) el cual es absorbido fácilmente por las raíces de las plantas, mientras que el fósforo es deficiente en la mayoría de los suelos naturales o agrícolas (IFA/FAO, 2002) y su disponibilidad en el suelo es baja a todos los valores de pH debido a que este elemento reacciona con los constituyentes del suelo y forma compuestos insolubles (Entry et al., 2002) difíciles de absorber por parte de las plantas. En general, se puede decir que los HMA facilitan la absorción de estos nutrientes en forma inorgánica (Johnson, 2010).

Se sabe que los beneficios de la MA son mayores cuando las plantas se encuentran limitadas en P pero no en N ya que la limitación de N reduce la capacidad fotosintética de la planta y por lo tanto el suministro de C para la asociación mutualista (Hoeksema et al., 2010). En suelos ricos en nutrientes las plantas tienen menos que ganar de esta asociación, cuando el P y el N no son limitantes para el crecimiento de la planta los beneficios de la relación disminuyen ya que la planta reduce el aporte de C al desarrollo de las raíces y del hongo (Hoeksema et al., 2010; Johnson, 2010).

Beena et al. (2000), en un estudio realizado en dunas costeras al sur de la India, encontraron que la riqueza y abundancia de esporas tenía una correlación positiva con el contenido de carbono orgánico y Ca mientras que se presentó una correlación negativa con el contenido de P. En un bosque tropical en Panamá, la riqueza de HMA tuvo una correlación positiva con el  $\text{NH}_4$ , nitrógeno total y Ca, pero una correlación negativa con la cantidad de aluminio en el suelo (Mangan et al., 2004).

Otros factores como el grado de disturbio y el cambio de uso de suelo tienen efectos sobre la diversidad y abundancia de esporas de HMA (Álvarez-Sánchez et al., 2012; Oehl et al., 2010). Se ha encontrado que la riqueza de HMA es mayor en sistemas naturales que en aquellos bajo influencia antrópica como campos de cultivo y sitios contaminados (Opik et al., 2006) y que tras una alteración severa la diversidad inicial de HMA es baja, la cual aumenta gradualmente con los niveles de inóculo micorrízico y la cubierta vegetal (Brundrett y Ashwath, 2013).

Con respecto a la sucesión secundaria, existen pocos trabajos enfocados a evaluar los cambios que ocurren en la abundancia y composición de la comunidad de HMA a lo largo de este proceso. Johnson et al. (1991) en sitios de bosque templado y en campos abandonados encontraron que la abundancia de esporas y la infectividad incrementó con el tiempo de abandono y posteriormente disminuyó en los estados más avanzados de la sucesión en sitios de bosque. Sin embargo, el número total de especies de HMA no incrementó a través del tiempo.

En la región de Nizanda, Oaxaca, Guadarrama et al. (2008) trabajaron en sitios de vegetación secundaria de selva baja caducifolia con diferentes edades de abandono después de ser utilizados como campos agrícolas, no encontraron una relación entre la abundancia de esporas y el tiempo de abandono, sin embargo, la colonización intrarradical fue mayor en sitios recientemente abandonados. Por otro lado, el número de propágulos fue bajo en sitios con reciente abandono el cual aumentó con la edad y luego disminuyó en los sitios con mayor tiempo de abandono.

Particularmente en ecosistemas tropicales se ha visto que la colonización intrarradical y la abundancia de esporas de HMA decrecen conforme este proceso avanza (Zangaro y Rondina, 2016). En un trabajo en la selva Lacandona, Chiapas, Álvarez-Sánchez et al. (2017) determinaron la diversidad de especies y abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en sitios en distintas etapas de regeneración provenientes de sistemas modificados (potreros) y encontraron que en sitios tempranos de regeneración la abundancia de esporas fue mayor, mientras que la riqueza de especies fue menor, además, la diversidad y la equitabilidad de especies fueron mayores en sitios de etapas más tardías en la sucesión y encontraron que la variación en la comunidad de HMA dependió del estadio de regeneración del sitio.

Zangaro et al. (2012) realizaron un estudio en tres ecosistemas tropicales brasileños a lo largo de un gradiente sucesional, reportaron que la infectividad disminuyó conforme avanzó la sucesión en todos los ecosistemas y el número de esporas mostró el mismo comportamiento, ya que se

presentaron los valores más altos en estados tempranos, valores intermedios en vegetación secundaria y los más bajos en selvas maduras.

Stürmer et al. (2006) evaluaron el potencial de inóculo y la diversidad de HMA en suelos de etapas tempranas de sucesión secundaria en la Selva Atlántica Brasileña con diferentes edades de abandono (siete, 12 y 40 años). El segundo sitio presentó el mayor número de esporas totales, sin embargo no hubo diferencias significativas en el número de esporas viables entre sitios. El sitio más joven tuvo la mayor riqueza, seguido del sitio más viejo. No encontraron diferencias significativas en la diversidad y equitatividad de HMA entre las diferentes etapas; el número de especies de HMA tuvo una correlación negativa con el número de especies vegetales a lo largo del gradiente sucesional. El potencial de inóculo fue mayor en el sitio de 12 años y menor en el sitio más viejo.

Reconocer los cambios que sufre la comunidad de HMA a lo largo de las diferentes etapas de la sucesión y su función a lo largo de ellas, es de gran importancia para entender cómo se transforman los ecosistemas durante este proceso, el cual ha sido poco estudiado en los ecosistemas tropicales húmedos.

## *2.7 Problemática en la región de Los Tuxtlas, Veracruz*

La región de Los Tuxtlas es de gran importancia por ser uno de los últimos reductos de la selva húmeda que anteriormente crecía en la costa del Golfo de México en los estados de Veracruz y Tabasco (Guevara, 2010), representa la frontera norte de la selva tropical húmeda y alberga una combinación única de especies de Centroamérica y de Sudamérica (Castillo-Campos y Laborde, 2004).

Muchos suelos de esta región, a pesar de ser muy fértiles, la gran mayoría han perdido la cobertura vegetal original para ser convertidos en potreros y campos agrícolas, ocasionando problemas de compactación y erosión (Campos, 2004).

La forma de cultivar trashumante o itinerante; roza, tumba y quema, es una actividad agrícola de carácter extensivo que fue muy utilizada en el pasado, principalmente en el trópico húmedo de México. Esta técnica consistía en cortar o rozar la vegetación del sotobosque (hierbas y arbustos), tumar los árboles del dosel y quemar los restos vegetales, para abrir un claro en la selva, el cual era utilizado para cultivar hasta que disminuyera el rendimiento de la tierra, entonces este claro se

abandonaba después de 2 a 4 años y se abría otro claro de igual forma, mientras que el primero se dejaba recuperar de forma natural en un lapso de 30 a 40 años o más y el ciclo se mantenía (Guevara et al., 1999; Guevara, 2010).

Por otro parte, en la década de 1970, la creación de programas gubernamentales y créditos bancarios que fomentaban la creación y aumento de áreas para la producción agrícola y actividad pecuaria, trajeron como consecuencia un aumento en la explotación de grandes áreas de selvas y bosques para estas actividades, provocando la pérdida y degradación de grandes hectáreas de estos ecosistemas (Guevara et al., 2004b). Para el año de 1990 se estimó que cerca de 2.9 millones de ha de selva húmeda, casi un 50% de la superficie de Veracruz eran áreas utilizadas como potreros (Barrera-Bassols y Rodríguez, 1993, citado en Guevara et al., 2004b).

Estas actividades dieron como resultado la fragmentación de la selva húmeda y un paisaje muy heterogéneo, dentro del cual los usos de suelo más extendidos son los potreros (160 507 ha), los cultivos (81 571 ha) y los acahuales de selva (17 071 ha) (Guevara, 2010).

La RBLT perdió entre 2007 y 2011, cerca de 928 ha de cobertura vegetal, hubo una reducción de 71,924 a 70,996 ha, durante el periodo de 1980-2011 se perdieron un total de 30,074 ha, las cuales corresponden al 19.41% de la superficie total que ha sido deforestada o transformada para el uso agropecuario del actual territorio decretado como reserva (CONANP/DRPCGM, 2011).

La selva húmeda abarca alrededor de 30 972 ha repartidas en alrededor de 90 fragmentos, mientras que los acahuales de selva se encuentran repartidos en más de 400 fragmentos, con una composición florística muy variable en función del tiempo de abandono y de la influencia de la vegetación circundante (Guevara, 2010).

Actualmente el uso de suelo más extendido son los potreros. Estos sistemas presentan una riqueza de especies muy variable, la cual depende de su extensión, de la influencia del paisaje circundante (cercanía a otro sistema selva, bosque, acahual o cultivo) y de la presencia de árboles que quedan en pie (muchos de los cuales son especies nativas de la selva) los cuales atraen a otros organismos como aves y murciélagos que ayudan a la dispersión de semillas (Guevara, 2010; Guevara et al., 2005).

La apertura de un potrero generalmente ocurre después de que un campo agrícola dejó de funcionar para este propósito debido a la degradación del suelo (reducción de la fertilidad), de esta

forma ocurre un cambio de rol de campesino a ganadero y por ende un cambio en la manera de manejar el suelo (Acevedo, 2017; Fig. 4). No así, los campos agrícolas se establecen generalmente en zonas donde fue eliminada la cobertura vegetal de una selva; el abandono de estos sistemas permite que ocurra un proceso de recuperación o regeneración y con esto el crecimiento de vegetación secundaria (Guevara, 2010), que puede estar constituida por especies de los campos agrícolas, especies nativas de selva o especies de diferentes etapas sucesionales.

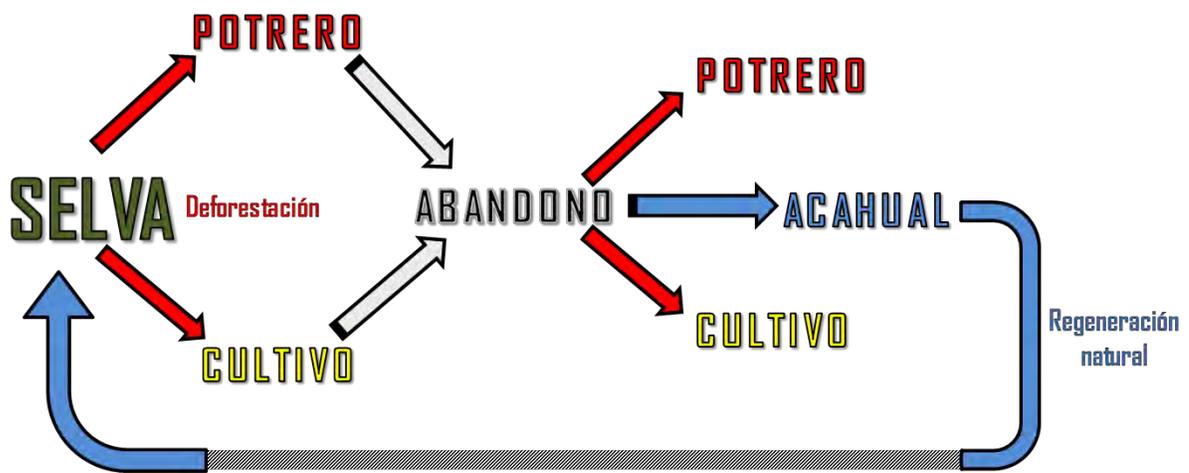


Figura 4. Modelo de la modificación del paisaje en la selva húmeda y posibles vías que puede seguir el cambio de uso de suelo. Modificado de Acevedo (2017).

### 3 JUSTIFICACIÓN

La vegetación secundaria cumple un papel muy importante tanto biológica como socialmente. Son ecosistemas que se encuentran en crecimiento rápido, muchas de estas áreas se encuentran en zonas de fácil acceso y cerca de asentamientos humanos, por lo que representan actualmente una importante fuente de recursos; en varios países representa la principal fuente de productos forestales, son importantes proveedores de servicios ambientales y contribuyen a la conservación de la biodiversidad (Brown y Lugo 1990; Corlett, 1995; ITTO, 2002); aun así son ecosistemas poco aprovechados y valorados.

Así, estructuras que persisten en el suelo como las esporas, micelio, fragmentos de hifas y las raíces colonizadas por los HMA pueden ser consideradas como un “banco de propágulos” que esta a la espera de condiciones adecuadas para germinar, crecer y colonizar nuevas raíces (Öpik et al., 2008). Su disponibilidad en el suelo durante el proceso de sucesión puede ser de gran importancia para el restablecimiento de las comunidades vegetales por todos los beneficios que esta relación supone.

De ahí que entender la dinámica y el papel de los HMA en los procesos de regeneración (que dan lugar a estos ecosistemas) es de gran importancia para entender cómo funcionan estos ecosistemas, proponer programas adecuados de manejo que sirvan como base para la conservación y que este conocimiento contribuya para futuras actividades de restauración ecológica.

## 4 HIPÓTESIS

Debido a que la estacionalidad juega un papel importante en esta región e influye en la disponibilidad de agua en el suelo, así como en la temperatura, se espera encontrar mayor abundancia de esporas durante la época de sequía debido a que la esporulación se ve favorecida en condiciones de estrés hídrico.

Se espera que la edad tenga un efecto directo en la comunidad de HMA, de tal forma que los sitios de vegetación secundaria de mayor edad tengan valores de abundancia y riqueza similares a los sitios conservados de selva.

Se espera encontrar mayor abundancia de esporas en vegetación secundaria (acahual) joven debido a condiciones de estrés como la disminución de humedad y aumento de la intensidad lumínica como resultado de la escasa cobertura vegetal.

Considerando que la vegetación secundaria surgió como resultado del abandono de campos anteriormente utilizados para cultivo y ganadería, se espera encontrar menor riqueza de HMA en vegetación secundaria con menor edad de abandono y que aumente conforme avanza la sucesión debido al restablecimiento de la comunidad de HMA.

Por otro lado, se espera encontrar una relación entre la abundancia de esporas y la riqueza de especies con las propiedades físico-químicas del suelo, que permita explicar su distribución en los diferentes sitios y que la abundancia de esporas y la producción de micelio tengan un comportamiento contrario ya que el hongo destina el carbono del que dispone a la producción de estructuras de resistencia o a la producción de estructuras de colonización dependiendo de las condiciones del medio.

## 5 OBJETIVOS

### 5.1 *Objetivo general*

Analizar la estructura y composición de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en dos tipos de vegetación, sitios conservados de selva y vegetación secundaria (acahuales) con diferentes edades de regeneración, en dos épocas del año (sequía y lluvias) en la región de los Tuxtlas, Veracruz.

### 5.2 *Objetivos particulares*

- Determinar la riqueza de especies, abundancia de esporas y diversidad de HMA en sitios de vegetación secundaria con diferentes edades de regeneración y en selvas, durante las épocas seca y lluviosa del año.
- Comparar la composición de HMA entre tipos de vegetación por época.
- Determinar si existen diferencias en la abundancia de esporas y la riqueza en los sitios con base en su edad.
- Evaluar la influencia de las propiedades físico-químicas del suelo sobre la abundancia de esporas y riqueza de especies de HMA por tipo de vegetación.
- Analizar la relación que existe entre la riqueza y abundancia de esporas de HMA con la producción de micelio, colonización intrarradical y contenido de ácidos grasos en vegetación secundaria y selvas.

## 6 MÉTODO

### 6.1 Zona de estudio

La Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (RBLT), se ubicada en la parte centro sur del estado de Veracruz, en la provincia morfotectónica de la planicie costera del Golfo de México (CONANP/SEMARNAT, 2006), entre los 18°34' y los 18°36' latitud Norte y los 95°04' y 95°09' longitud Oeste, enclavada en las estribaciones del volcán San Martín Tuxtla (Flores-Delgadillo et al., 1999) (Fig. 5). Tiene una superficie total de 155 122 ha que abarcan ocho municipios de la región (CONANP/SEMARNAT, 2006)

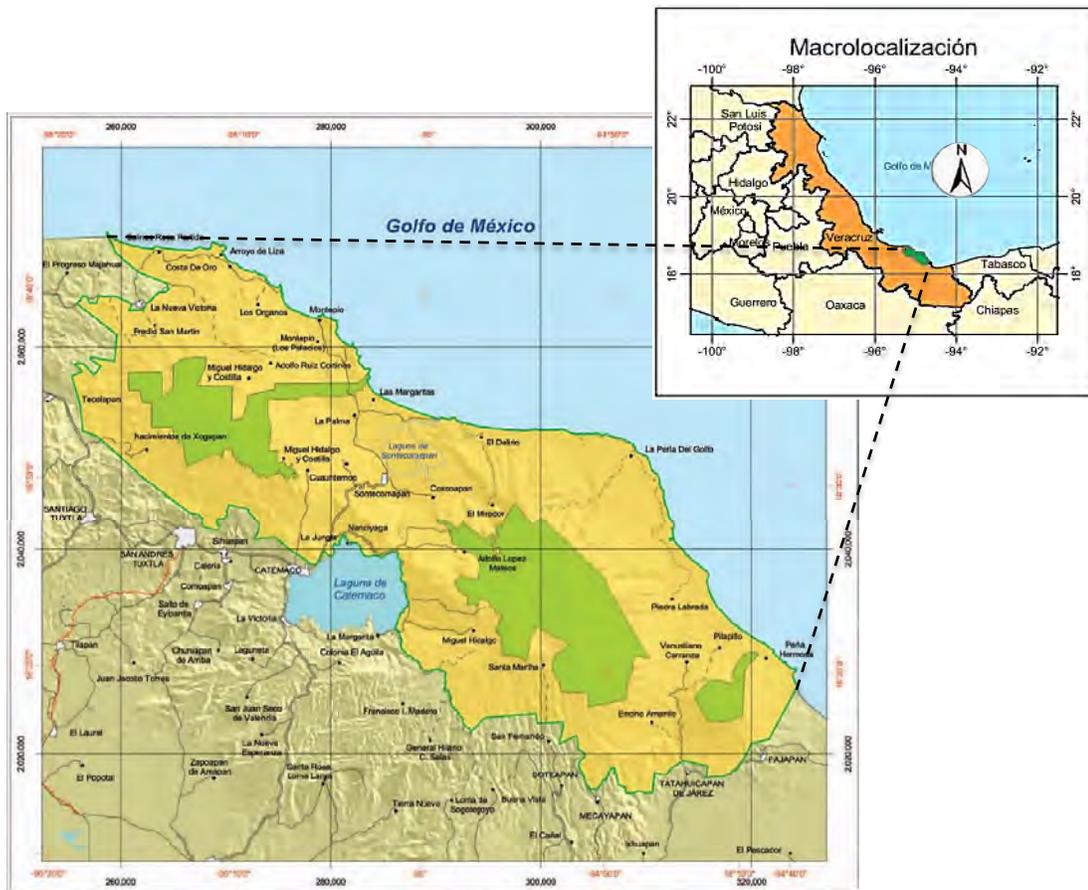


Figura 5. Ubicación de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. La línea verde representa los límites de la Reserva; la zona núcleo se observa en color verde y la zona de amortiguamiento en color amarillo (Modificado de CONANP/SEMARNAT, 2006).

### 6.1.1 Clima

El clima de la región es cálido-húmedo de tipo Af(m) (García, 2004), la temperatura promedio anual es de 26 °C (Guevara, 2010), las temperaturas más altas van de los 27 a los 36 °C, y las más bajas de los 8 a los 18 °C (CONANP/SEMARNAT, 2006).

Presenta lluvias todo el año y es considerada una de las cinco regiones más lluviosas de México (Guevara, 2010), presenta una precipitación media superior a los 4,000 mm anuales donde la precipitación del mes más seco es de 60 mm; presenta una época lluviosa entre los meses de junio a febrero y una época seca entre marzo y mayo (Soto, 2004) (Fig. 6).

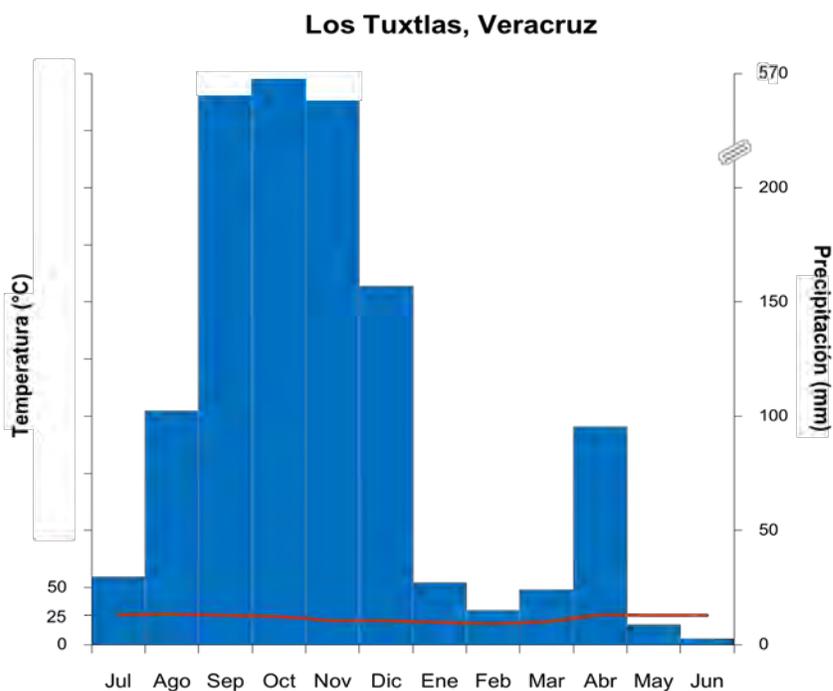


Figura 6. Climograma realizado con los datos de clima registrados en la RBLT, Veracruz, desde julio del 2014 a junio del 2015.

### 6.1.2 Suelo

En la región de los Tuxtlas existe una gran variedad de tipos de suelo como producto de la erupción de los volcanes San Martín Tuxtla, Santa Marta y San Martín Pajapan (Campos, 2004), estos suelos se formaron como resultados de la alteración rápida de las cenizas volcánicas provenientes de basalto y andesita basáltica (Flores-Delgadillo, 1999).

Se reconocen nueve grandes grupos principales dentro de la RBLT: Andosoles, Feozem, Luvisoles, Acrisoles, Vertisoles, Cambisoles, Nitosoles, Regosoles y Litosoles (CONANP/SEMARNAT 2006). Entre los grupos más importantes, por su extensión, están los luvisoles y acrisoles con 34.2%, andosoles con 21%, feozems en 18% y vertisoles en 13% (Campos, 2004)

Los suelos que competen a este estudio son los Andosoles/Andisoles, suelos jóvenes que poseen alto contenido de materia orgánica (Flores-Delgadillo, 1999), alta capacidad para retener agua, son muy friables y tienen una microporosidad muy alta (CONANP/SEMARNAT 2006). Los sitios de muestreo presentan diferencias en la concentración de nutrientes dependiendo de la época del año (Cuadros 3 y 4); de acuerdo con el trabajo de Acevedo (2017) los suelos de acahuals muestran tendencia hacia la recuperación de nutrientes.

Cuadro 3. Propiedades físico-químicas del suelo de los diferentes sitios de estudio en la época lluviosa. Se presenta el promedio ( $\pm 1$  E.E.) de cada uno de los cinco sitios de acahual (**A**) y el promedio general de selva (**S**). Modificados de Acevedo (2017).

PROPIEDADES FISICO-QUÍMICAS ÉPOCA LLUVIOSA						
	<b>A1</b>	<b>A2</b>	<b>A3</b>	<b>A4</b>	<b>A5</b>	<b>S</b>
<b>pH</b>	5.85 $\pm$ 0.02	5.85 $\pm$ 0.02	6.15 $\pm$ 0.08	5.85 $\pm$ 0.02	6.25 $\pm$ 0.02	6.09 $\pm$ 0.14
<b>%Ct</b>	4.26 $\pm$ 0.57	3.99 $\pm$ 0.03	4.98 $\pm$ 0.44	5.37 $\pm$ 0.68	9.81 $\pm$ 0.04	4.99 $\pm$ 0.97
<b>%MO</b>	6.96 $\pm$ 0.93	6.29 $\pm$ 0.16	8.92 $\pm$ 0.25	8.92 $\pm$ 0.96	16.27 $\pm$ 0.19	8.41 $\pm$ 1.53
<b>%Nt</b>	0.34 $\pm$ 0.05	0.34 $\pm$ 0.01	0.41 $\pm$ 0.04	0.46 $\pm$ 0.05	0.51 $\pm$ 0.11	0.38 $\pm$ 0.05
<b>P (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	1.34 $\pm$ 0	4.45 $\pm$ 1.02	8.65 $\pm$ 0	4.02 $\pm$ 0	5.97 $\pm$ 0.42	3.43 $\pm$ 0.8
<b>NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	11.79 $\pm$ 2.04	13.36 $\pm$ 1.13	15.72 $\pm$ 0.22	13.75 $\pm$ 0.9	14.14 $\pm$ 1.13	15.79 $\pm$ 1.85
<b>NH<sub>4</sub><sup>+</sup> (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	28.68 $\pm$ 1.58	22.40 $\pm$ 0.68	26.33 $\pm$ 0.22	31.04 $\pm$ 2.04	42.44 $\pm$ 5.44	32.30 $\pm$ 4.68
<b>% Arena</b>	22.3 $\pm$ 4.61	20.3 $\pm$ 2.3	35.3 $\pm$ 0.57	31.3 $\pm$ 4.04	52.3 $\pm$ 4.61	23.9 $\pm$ 3.52
<b>% Limo</b>	26.58 $\pm$ 1.15	27.58 $\pm$ 1.73	33.58 $\pm$ 0.57	24.58 $\pm$ 1.15	23.58 $\pm$ 1.73	30.78 $\pm$ 0.8
<b>% Arcilla</b>	51.12 $\pm$ 3.46	52.12 $\pm$ 0.57	31.12 $\pm$ 0	44.12 $\pm$ 2.88	24.12 $\pm$ 2.88	45.32 $\pm$ 3.73
<b>Textura</b>	Arcillosa	Arcillosa	Franco arcillosa	Franco arcillosa	Franco arcillo arenosa	Franco arcillosa

Ct: carbono total; MO: materia orgánica; Nt: nitrógeno total; P: Fósforo; NO<sub>3</sub><sup>-</sup>: nitratos; NH<sub>4</sub><sup>+</sup>: amonio.

Cuadro 4. Propiedades físico-químicas del suelo de los diferentes sitios de estudio en la época seca. Se presenta el promedio ( $\pm 1$  E.E.) de cada uno de los cinco sitios de acahual (**A**) y el promedio general de selva (**S**). Modificados de Acevedo (2017).

PROPIEDADES FISICO-QUÍMICAS ÉPOCA SECA						
	<b>A1</b>	<b>A2</b>	<b>A3</b>	<b>A4</b>	<b>A5</b>	<b>S</b>
<b>pH</b>	5.95 $\pm$ 0.02	5.7 $\pm$ 0.05	5.75 $\pm$ 0.14	5.55 $\pm$ 0.08	5.85 $\pm$ 0.08	5.69 $\pm$ 0.12
<b>%Ct</b>	3.58 $\pm$ 0.11	4.72 $\pm$ 0.14	4.89 $\pm$ 0.56	3.88 $\pm$ 0.31	8.08 $\pm$ 1.13	4.29 $\pm$ 0.26
<b>%MO</b>	7.29 $\pm$ 1.17	7.34 $\pm$ 0.74	8.81 $\pm$ 0.68	8.47 $\pm$ 0.55	12.08 $\pm$ 3.74	7.34 $\pm$ 0.56
<b>%Nt</b>	0.35 $\pm$ 0	0.42 $\pm$ 0.02	0.45 $\pm$ 0.03	0.32 $\pm$ 0	0.65 $\pm$ 0.08	0.39 $\pm$ 0.02
<b>P (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	t	t	3.25 $\pm$ 0	t	9.24 $\pm$ 0.23	1.19 $\pm$ 0.37
<b>NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	20.04 $\pm$ 2.26	25.54 $\pm$ 6.35	33.40 $\pm$ 7.26	25.15 $\pm$ 5.21	38.12 $\pm$ 8.16	20.2 $\pm$ 1.37
<b>NH<sub>4</sub><sup>+</sup> (mg kg<sup>-1</sup>)</b>	35.76 $\pm$ 2.94	27.11 $\pm$ 1.13	30.65 $\pm$ 1.36	41.26 $\pm$ 10.21	25.93 $\pm$ 0.45	29.16 $\pm$ 1.1
<b>% Arena</b>	26.3 $\pm$ 2.3	31.3 $\pm$ 1.73	29.23 $\pm$ 1.69	22.16 $\pm$ 0	34.16 $\pm$ 3.46	38.9 $\pm$ 4
<b>% Limo</b>	26.58 $\pm$ 0	19.58 $\pm$ 0.57	25.01 $\pm$ 0.24	27.44 $\pm$ 2.3	26.44 $\pm$ 0.57	26.98 $\pm$ 0.92
<b>% Arcilla</b>	47.12 $\pm$ 2.30	49.12 $\pm$ 2.3	45.76 $\pm$ 1.93	50.4 $\pm$ 2.3	39.40 $\pm$ 4.04	34.12 $\pm$ 3.78
<b>Textura</b>	Arcillosa	Arcillosa	Arcillosa	Arcillosa	Franco arcillosa	Franco arcillosa

Ct: carbono total; MO: materia orgánica; Nt: nitrógeno total; P: Fósforo; NO<sub>3</sub><sup>-</sup>: nitratos; NH<sub>4</sub><sup>+</sup>: amonio; t: traza.

### 6.1.3 Vegetación

La heterogeneidad en los tipos de suelo junto con la heterogeneidad geomorfológica, el clima y otros factores (Campos, 2004) como la ubicación geográfica de la sierra y la historia geológica (Castillo-Campos y Laborde, 2004) han permitido el establecimiento de diversas comunidades vegetales.

Se reconocen nueve tipos de vegetación: selva alta y mediana perennifolia, selva baja perennifolia inundada, bosque mesófilo de montaña, bosque de pino, bosque de encino, sabana, manglar y dunas costeras y algunas variantes como acahuals y pastizales (Castillo-Campos y Laborde, 2004; Guevara, 2010).

La temperatura cálida y la abundante precipitación producen una vegetación tropical exuberante, que es dominante en la región; clasificada como selva alta y mediana perennifolia (Castillo-Campos y Laborde, 2004) a la que en este trabajo denominamos selva húmeda que representa el 35% de la RBLT. Se han descrito alrededor de 1 873 especies de plantas, de las cuales predominan especies arbóreas, herbáceas y epífitas (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Guevara, 2010; Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1995).

El dosel de la selva está compuesto principalmente por árboles con troncos rectos y gruesos, que miden frecuentemente más de un metro de diámetro y en algunos casos hasta 1.5 y 2 m (Castillo-Campos y Laborde, 2004) puede llegar a medir de 30 a 35 m de altura y es común la presencia de contrafuertes (Castillo-Campos y Laborde, 2004). Las especies más comunes son: *Siparuna andina*, *Vochysia guatemalensis*, *Lonchocarpus cruentus*, *L. guatemalensis* var. *mexicanus*, *Dussia mexicana*, *Nectandra ambigens*, *N. lundellii*, *Ocotea uxpanapana*, *Pouteria sapota*, *Ceiba pentandra*, *Bernoullia flammea*, *Bursera simaruba*, *Cordia megalantha*, *Virola guatemalensis*, *Omphalea oleifera*, *Ampelocera hottlei*, *Terminalia amazonia* y *Calophyllum brasiliense*, *Ficus yoponensis* y *F. tecolutensis* entre otras (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Bongers et al., 1988; Castillo-Campos y Laborde, 2004).

El estrato medio está compuesto por individuos que miden entre 15 y 22 m de altura (CONANP/SEMARNAT, 2006), algunas de las especies que destacan son: *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Dendropanax arboreus*, *Cymbopetalum baillonii*, *Cupania glabra*, *Pimenta dioica*, *Annona muricata*, *Calycophyllum candidissimum*, *Citharexylum affine*, *Croton schiedeanus*,

*Alchornea latifolia*, *Albizia purpusii*, *Lonchocarpus santarosanus*, *Cojoba arborea*, *Ocotea dendrodaphne*, *Nectandra salicifolia* (Castillo-Campos y Laborde, 2004).

Por último, en el sotobosque destaca la presencia de palmas como *Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea tepejilote*, *Ch. ernesti-augustii*, *Bactris baculifera*, *Desmoncus ferox* y *Reinhardtia gracilis* var. *gracilior* (Castillo-Campos y Laborde, 2004) y especies herbáceas como *Dieffenbachia seguine*, *Spathiphyllum cochlearispathum*, *Aphelandra aurantiaca* (Bongers et al., 1988).

Otras plantas muy características de este tipo de vegetación son las lianas, los bejucos y las epífitas.

## 6.2 Muestreo

Se tomaron muestras de suelo en dos tipos de vegetación, vegetación secundaria (Acahual; Fig. 7 a y b) y sitios conservados de selva (Fig. 7 c). Se seleccionaron cinco sitios por tipo de vegetación cercanos a la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBTLT; Fig. 8). En el caso del acahual los cinco sitios seleccionados presentaban diferentes edades de regeneración (5, 18, 24, 27 y 50 años), estos sitios fueron utilizados anteriormente como zonas de cultivo y potrero.



(a)



(b)



(c)

Figura 7. Sitios de muestreo. (a) Acahual más joven (5 años) se observa la presencia de muchas herbáceas y árboles de poca altura con troncos delgados, existe gran entrada de luz. (b) Acahual más viejo (50 años) se observan más especies arbóreas y menor cantidad de herbáceas. (c) Selva presenta árboles de gran tamaño en algunos casos con contrafuertes, las grandes copas de los árboles impiden que penetre la luz.

Debido a que la producción de esporas por parte de los HMA puede variar estacionalmente, se realizaron dos muestreos, el primero de ellos durante la época lluviosa (10 al 14 de agosto de 2014) y el segundo durante la época seca (6 al 12 de abril de 2015).

En cada sitio se delimitó un área de 0.1 ha (30 x 35 m) donde se tomaron cinco muestras al azar, se extrajo suelo de los primeros 20 cm de profundidad con ayuda de un nucleador manual (20 cm de largo x 15 cm de diámetro) y el suelo fue colocado en bolsas de plástico para su traslado. Se obtuvieron 50 muestras por tipo de vegetación.

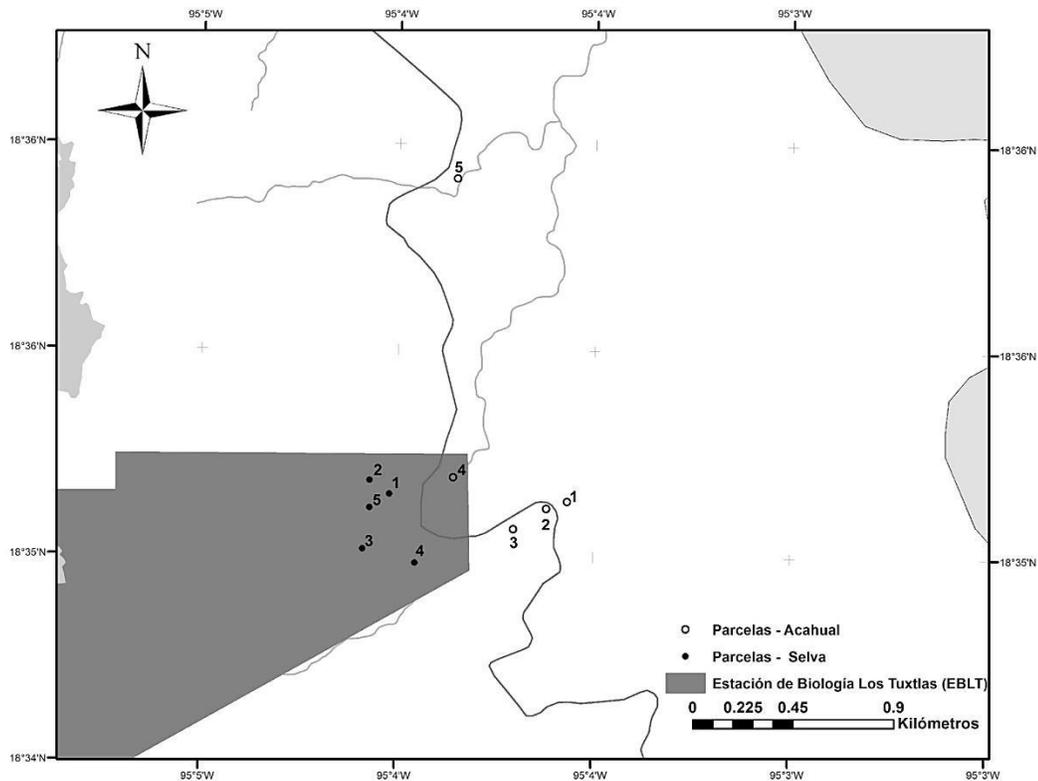


Figura 8. Ubicación de los sitios de muestreo. Los sitios de selva están representados por puntos negros, mientras que los sitios de acahual están representados por puntos blancos. La línea negra representa la carretera. Tomado de Becerril (2017).

### 6.3 *Trabajo de laboratorio*

#### 6.3.1 *Extracción de esporas e identificación taxonómica de los HMA*

Las muestras de suelo fueron secadas a temperatura ambiente; de cada una se pesaron 100 g de suelo y se extrajeron las esporas a través de la técnica de tamizado húmedo, decantación y centrifugación en agua y sacarosa (modificado de Brundrett et al., 1996.) (Ver Anexo 1). Las esporas encontradas fueron montadas en portaobjetos con alcohol polivinílico lactoglicerol (PVLG) y reactivo de Melzer (Ver Anexo 2).

La identificación taxonómica de las esporas fue realizada por la M. en C. Laura Hernández Cuevas, en el Laboratorio de Micorrizas del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Para el conteo de las esporas se consideraron únicamente aquéllas intactas y saludables. Las características morfológicas que se consideraron fueron el color, tamaño, tipo de hifa, escudos de germinación y consistencia, arreglo, ornamentación y reacción al reactivo Meltzer.

La cuantificación y revisión de las características morfológicas se realizó con un microscopio óptico con contraste de interferencia de Nomarski (Nikon Optiphot II Plus) con reglilla micrométrica acoplada al ocular. Las imágenes se obtuvieron con una cámara digital Toupcam UCMOS02000KPB y el software de digitalización de imágenes ToupTek ToupView versión x64.3.7.1460 (2003-2013). Para la identificación de las especies se compararon y contrastaron las características observadas contra las que están incluidas en descripciones especializadas de las especies de los diferentes géneros y la información del International Collection of Vesicular and Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM) (<http://invam.wve.edu/>), y de la página electrónica de Janusz Blaszkowski (<http://www.zor.zut.edu.pl/Glomeromycota/>). El arreglo taxonómico de las especies se hizo con base a la clasificación propuesta por Schüßler y Walker (2010).

### 6.4 *Trabajo de invernadero*

Paralelamente se montaron macetas de propagación para obtener esporas de mejor calidad y poder corroborar la información obtenida. Se colocaron 50 macetas las cuales se mantuvieron en el invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM.

Las macetas se montaron utilizando como fuente de inóculo suelo de las muestras obtenidas en campo, para lo cual se mezcló el suelo colectado en un punto en ambos muestreos y se utilizaron como plantas trampa, varias especies vegetales como mijo, sorgo y alpiste. Las semillas fueron desinfectadas empleando una solución de hipoclorito de sodio al 5% por cinco minutos. Una vez decantada esta solución, fueron lavadas con abundante agua destilada. Estas macetas se mantuvieron por seis meses en condiciones de invernadero y fueron regadas continuamente, transcurrido ese tiempo se suspendió el riego para inducir la formación de esporas. Se eligieron tres macetas al azar de cada sitio de las cuales se extrajeron, montaron y determinaron las esporas de la forma antes descrita.

### 6.5 *Análisis estadísticos*

Los datos no presentaron una distribución normal por lo que se recurrió a pruebas no paramétricas.

Para el análisis de los datos de riqueza de especies, abundancia de esporas y diversidad de HMA se realizó una prueba de Kruskal-Wallis, para identificar si existían diferencias entre los sitios con base a la edad; en caso de presentarse diferencias significativas, se realizó una prueba post hoc de suma de rangos de Wilcoxon.

Con la finalidad de reconocer diferencias significativas en la abundancia de esporas, riqueza de especies y diversidad de HMA entre épocas del año se realizó una prueba de suma de rangos de Mann-Whitney. Además para evaluar la interacción sitio-época del año se realizó una prueba de Kruskal-Wallis, para identificar si existían diferencias significativas en la riqueza de especies y abundancia de esporas de HMA; en caso de presentarse diferencias significativas, se realizó la prueba post hoc antes mencionada.

Se calculó la diversidad para cada tipo de vegetación por época del año y por sitio mediante el índice de Shannon-Wiener a partir de la siguiente fórmula:

$$H' = - \sum p_i \cdot \ln(p_i)$$

Dónde:

$p_i$  = abundancia relativa de cada especie.

$\ln(p_i)$  = logaritmo natural de la abundancia relativa.

Para determinar si el esfuerzo de muestreo fue suficiente y estimar la riqueza de especies esperadas de HMA se elaboraron curvas de acumulación de especies por tipo de vegetación y por edad de abandono en el caso de los acahuales, el resultado se comparó con el estimador de riqueza Jackknife 1 y Jackknife 2, por ser estimadores que presentan menor sesgo y mayor exactitud (López-Gómez y Williams-Linera, 2006). Esto se realizó en el programa EstimateS versión 9.1.0. (Colwell, 2016).

Se realizaron correlaciones de Spearman con una significancia de  $p < 0.05$  para la abundancia de esporas y la riqueza de especies de HMA, con las propiedades edáficas (pH, carbono total, nitrógeno total, fósforo, nitratos, amonio y textura del suelo).

Finalmente, para analizar el comportamiento de la abundancia de esporas de HMA con las propiedades físico-químicas del suelo, así como con los componentes biológicos (contenido de ácidos grasos, producción de micelio extrarradical y colonización intrarradical), se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) por época y considerando los componentes edáficos y biológicos por separado. Se seleccionaron las variables que tuvieran valores de correlación mayores a 0.70; aquellas que explicaron en mayor proporción la variación de los datos fueron representadas por vectores. Para este análisis se utilizó el programa STATISTICA versión 8.0.

Los datos de contenido de ácidos grasos y producción de micelio extrarradical y colonización intrarradical fueron obtenidos de trabajos realizados previamente en los mismos sitios de muestreo (Baleón, 2017; Becerril, 2017). Sólo se consideraron aquellos datos obtenidos en el mismo punto y época del año.

El resto de los análisis se realizaron con el programa estadístico R (R Core Team, 2017).

## 7 RESULTADOS

### 7.1 Riqueza de HMA

Se identificaron en total 44 especies de HMA para ambos tipos de vegetación en Los Tuxtlas, Veracruz, siete de las cuales no han sido antes descritas, correspondiendo cuatro morfoespecies al género *Acaulospora*, dos de *Glomus* y una de *Scutellospora* (Cuadro 5).

Esta riqueza está distribuida en 13 géneros, de los cuales *Acaulospora* es el género mejor representado con 16 especies, seguido por *Glomus* con seis y *Diversispora* con cuatro especies, *Claroideoglomus* y *Funneliformis* ambos géneros con tres especies, *Rhizophagus*, *Scutellospora*, *Sclerocystis* y *Septoglomus* con dos especies y *Ambispora*, *Entrophospora*, *Gigaspora* y *Paraglomus* representados con una especie cada uno (Fig. 9).

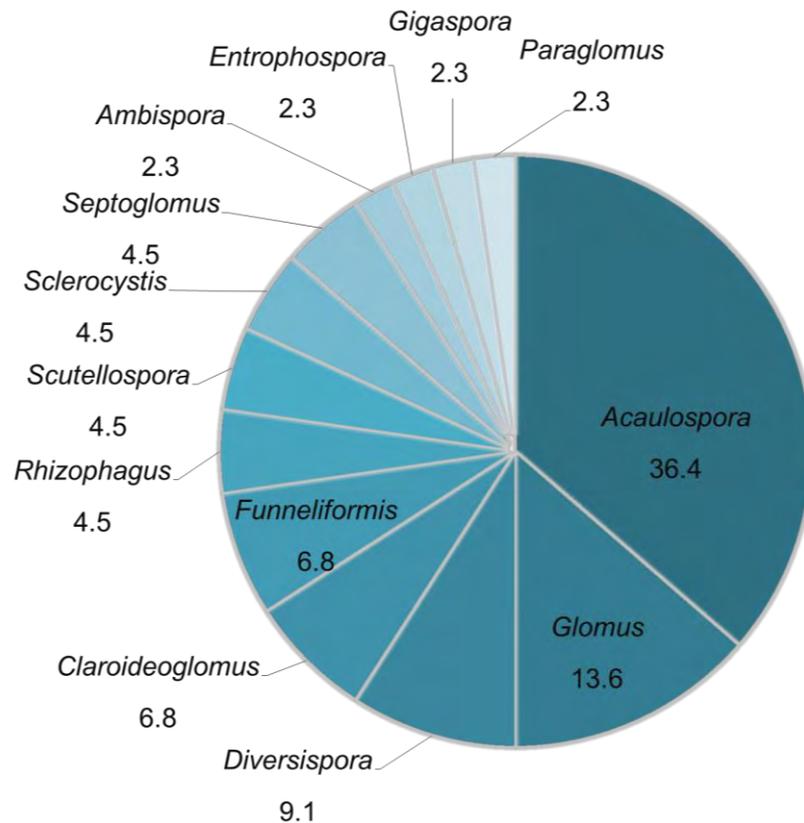


Figura 9. Porcentaje de especies de HMA representados por género para ambos tipos de vegetación y épocas.

Cuadro 5. Listado de familias y especies de HMA encontrados en los sitios de selva (S) y acahual (A) en Los Tuxtlas, Veracruz. Se indica presencia (1) o ausencia (0). Se resaltan en negritas las especies que se encontraron únicamente en un sitio.

	A1	A2	A3	A4	A5	S1	S2	S3	S4	S5
Archaeosporales										
Ambisporaceae										
<i>Ambispora callosa</i> (Sieverd.) C. Walker, Vetsberg & A. Schüßler	0	0	<b>1</b>	0	0	0	0	0	0	0
Diversisporales										
Acaulosporaceae										
<i>Acaulospora colombiana</i> (Spain & N.C. Schenck) Kaonongbua, J.B. Morton & Bever	<b>1</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acaulospora delicata</i> C. Walker, C.M. Pfeiff. & Bloss	0	<b>1</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acaulospora elegans</i> Trappe & Gerd.	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1
<i>Acaulospora foveata</i> Trappe & Janos	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Acaulospora kentinensis</i> (C.G. Wu & Y.S. Liu) Kaonongbua, J.B. Morton & Bever	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Acaulospora laevis</i> Gerd. & Trappe	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Acaulospora mellea</i> Spain & N.C. Schenck	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Acaulospora morrowiae</i> Spain & N.C. Schenck	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Acaulospora rehmsii</i> Sieverd. & S. Toro	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Acaulospora spinosa</i> C. Walker & Trappe	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1
<i>Acaulospora</i> aff. <i>cavernata</i> Blaszk.	0	0	0	0	0	0	<b>1</b>	0	0	0
<i>Acaulospora</i> sp. 1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Acaulospora</i> sp. 2	0	0	0	0	<b>1</b>	0	0	0	0	0
<i>Acaulospora</i> sp. 3	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>Acaulospora</i> sp. 4	0	0	0	0	<b>1</b>	0	0	0	0	0
<i>Entrophospora infrequens</i> (I.R. Hall) R.N. Ames & R.W. Schneid.	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0
Diversisporaceae										
<i>Diversispora aurantium</i> (Blaszk, Blanke, Renker & Buscot) C. Walker & A. Schüßler	<b>1</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diversispora eburnea</i> (L.J. Kenn., J.C. Stutz & J.B. Morton) C. Walker & A. Schüßler	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1
<i>Diversispora spurca</i> (C.M. Pfeiff., C. Walker & Bloss) C. Walker & A. Schüßler	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Diversispora trimurales</i> (Koske & Halvorson) C. Walker & A. Schüßler	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>1</b>

Cuadro 5. Continuación.

	A1	A2	A3	A4	A5	S1	S2	S3	S4	S5
Gigasporaceae										
<i>Gigaspora gigantea</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) Gerd. & Trappe	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1
<b><i>Scutellospora gilmorei</i></b> (Trappe & Gerd.) C. Walker & F.E. Sanders	<b>1</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>Scutellospora</i> sp. 1</b>	0	0	0	0	<b>1</b>	0	0	0	0	0
Glomerales										
Claroideoglomeraceae										
<i>Claroideoglo mus claroideum</i> (N.C. Schenk & G. S. Sm.) C. Walker & A. Schüßler	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Claroideoglo mus drummondii</i> (Blaszk. & C. Renker) C. Walker & A. Schüßler	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Claroideoglo mus etunicatum</i> (W.N. Becker & Gerd.) C. Walker & A. Schüßler	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Glomeraceae										
<i>Funneliformis geosporum</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schüßler	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Funneliformis mosseae</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schüßler	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Funneliformis verruculosum</i> (Blaszk.) C. Walker & A. Schüßler	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1
<i>Glomus aureum</i> Oehl & Sieverd.	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Glomus macrocarpum</i> Tul. & C. Tul.	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Glomus spinuliferum</i> Sieverd. & Oehl	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Glomus tortuosum</i> N.C. Schenck & G.S. Sm.	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Glomus</i> sp. 1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0
<b><i>Glomus</i> sp. 2</b>	<b>1</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>Rhizophagus clarus</i></b> (T.H. Nicolson & N.C. Schenck) C. Walker & A. Schüßler	0	0	0	<b>1</b>	0	0	0	0	0	0
<i>Rhizophagus fasciculatus</i> (Thaxt.) C. Walker & A. Schüßler	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Sclerocystis clavispota</i> Trappe	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Sclerocystis sinuosa</i> Gerd. & B.K. Bakshi	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0
<i>Septoglo mus constrictum</i> (Trappe) Sieverd., G.A. Silva & Oehl	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Septoglo mus</i> aff. <i>titan</i> B.T. Goto & G.A. Silva	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Paraglomerales										
Paraglomeraceae										
<i>Paraglo mus occultum</i> C. Walker	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1

En el caso de la selva *Acaulospora* fue el género más abundante con diez especies, seguido de *Diversispora* y *Funneliformis*, ambos con tres especies, mientras que en sitios de acahual los géneros más abundantes fueron *Acaulospora* con 15 especies, *Glomus* con seis y *Claroideoglomus*, *Diversispora* y *Funneliformis* con tres especies cada uno (Cuadro 5).

La composición de HMA fue diferente entre tipos de vegetación, *A. aff. cavernata* y *D. trimurales* sólo se encontraron en sitios de selva, mientras que otras 18 especies sólo se encontraron en sitios de acahual (Cuadro 6), ambos tipos de vegetación comparten 24 especies.

Cuadro 6. Especies exclusivas de cada tipo de vegetación.

ACAHUAL		SELVA
<i>A. colombiana</i>	<i>Gl. aureum</i>	<i>A. aff. cavernata</i>
<i>A. delicata</i>	<i>Gl. macrocarpum</i>	<i>D. trimurales</i>
<i>A. laevis</i>	<i>Gl. spinuliferum</i>	
<i>A. rehmii</i>	<i>Gl. tortuosum</i>	
<i>A. sp. 2</i>	<i>Gl. sp. 2</i>	
<i>A. sp. 4</i>	<i>R. clarus</i>	
<i>Am. callosa</i>	<i>S. gilmorei</i>	
<i>C. drummondii</i>	<i>S. sp. 1</i>	
<i>D. aurantium</i>	<i>Sp. aff. titan</i>	

Los sitios de vegetación secundaria (Acahuals) presentaron los valores más altos de riqueza de especies. El sitio con mayor riqueza registrada fue el acahual más joven (5 años) con 31 especies seguido del acahual 5 y 3 con 25 y 24 especies, respectivamente, mientras que los sitios de selva presentaron los valores de riqueza más bajos con 11 y 15 especies (Cuadro 7).

Cuadro 7. Composición de HMA y abundancia de esporas por sitio para ambas épocas del año.

SITIO	GÉNEROS	ESPECIES	ABUNDANCIA DE ESPORAS	
ACAHUAL	1	12	31	1024
	2	9	21	1577
	3	12	24	998
	5	10	25	707
	4	8	17	296
SELVA	1	6	11	97
	2	8	16	185
	3	8	17	391
	4	8	15	284
	5	7	17	160

Los sitios de acahual se encuentran ordenados de acuerdo a la edad **A1** (5 años), **A2** (18 años), **A3** (24 años), **A5** (27 años) y **A4** (50 años).

Las especies que estuvieron presentes en todos los sitios fueron *Acaulospora kentinensis*, *A. mellea*, *A. scrobiculata*, *Claroideoglomerus claroideum*, *C. etunicatum*, *Funneliformis geosporum* y *Septoglomerus constrictum*, mientras que *Paraglomerus occultum* se presentó en nueve de los diez sitios y *Diversispora eburnea* en ocho (Fig. 10). Estas especies que son muy frecuentes son también las que presentan la mayor abundancia de esporas totales (>130 esporas).

Se encontraron de forma exclusiva 10 especies en sitios de acahual: *A. colombiana*, *D. aurantium*, *Scutellospora gilmorei* y *Glomus* sp 2 sólo se encontraron en el acahual más joven (A1), *A. delicata* únicamente se presentó en el sitio A2, mientras *Ambispora callosa* en A3, las especies *A. sp 2*, *A. sp 4* y *S. sp 1* únicamente se hallaron en A5 y *Rhizophagus clarus* se presentó en el acahual más viejo (A4). Además *A. aff. cavernata* y *D. trimurales* se hallaron únicamente en un sitio de selva (Cuadro 5).

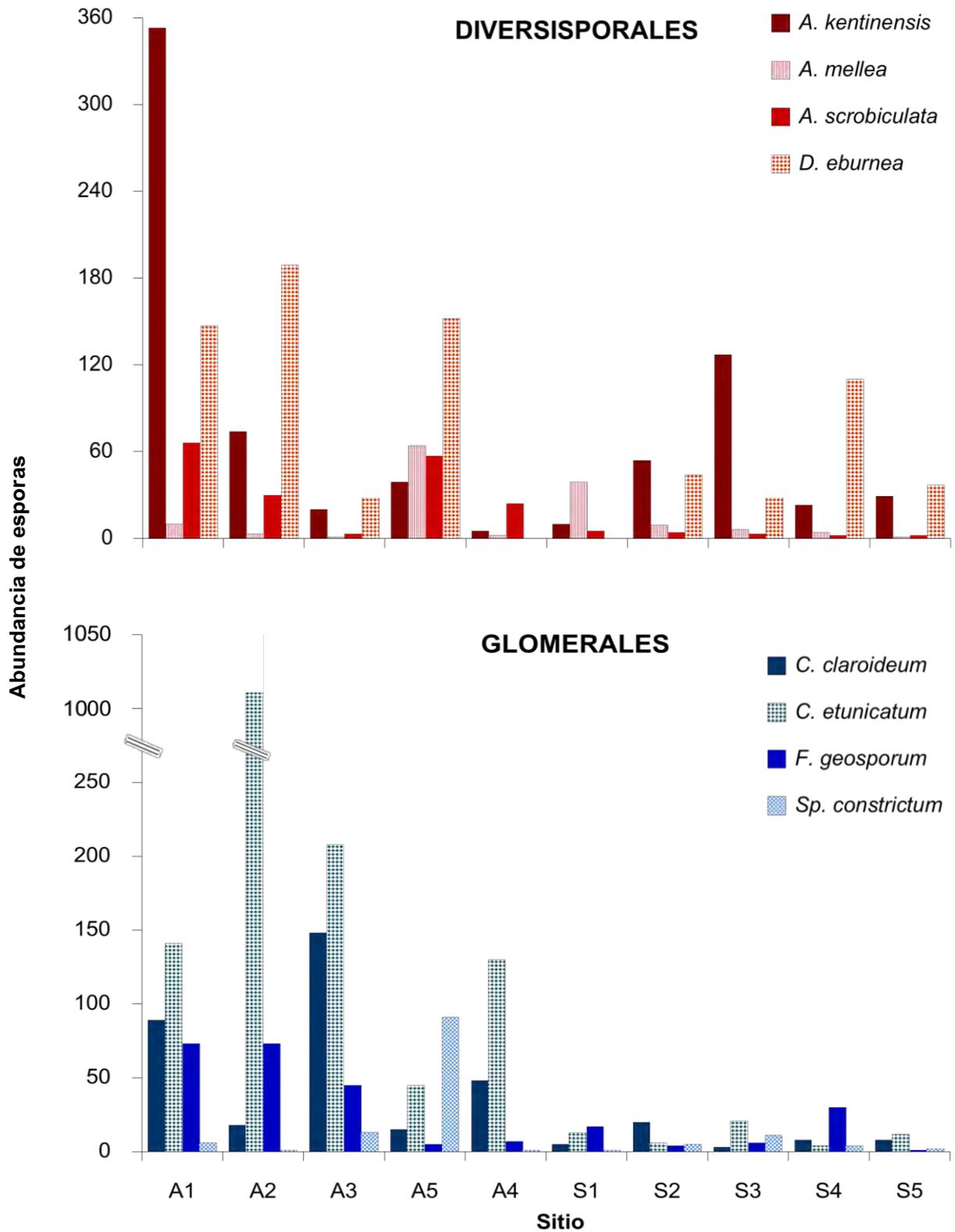


Figura 10. Abundancia total de esporas de las especies más comunes (presentes al menos en ocho sitios) agrupadas por Orden.

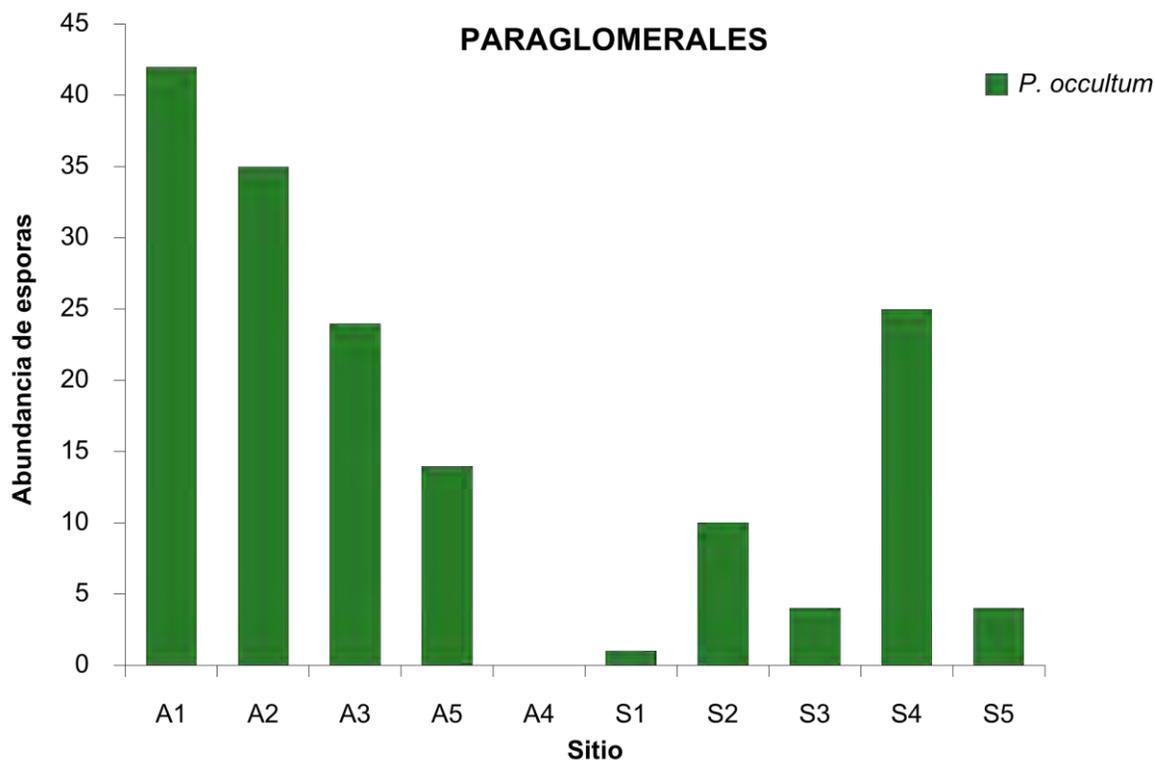


Figura 10. Continuación

### 7.1.1 Riqueza de especies de HMA por sitio

La riqueza media de especies osciló entre 2.5 en selva y 7.1 en el acahual más joven. En promedio, la riqueza de especies fue dos veces mayor en la vegetación secundaria que en la selva.

La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas entre sitios ( $H = 18.834$ ,  $gl = 9$ ,  $p = 0.026$ ); siendo diferentes el acahual 2 (18 años) de los sitios de selva. S1 presentó los valores más bajos (Fig. 11).

La abundancia total de esporas cambió entre sitios, la abundancia en sitios de selva fue baja en comparación con los sitios de acahual. La densidad de esporas en muestras de acahual fue casi cinco veces más alta que en muestras de selva madura; presentando los valores máximos los acahuales jóvenes (A2 y A1) con 1577 y 1024 esporas respectivamente (Cuadro 7).

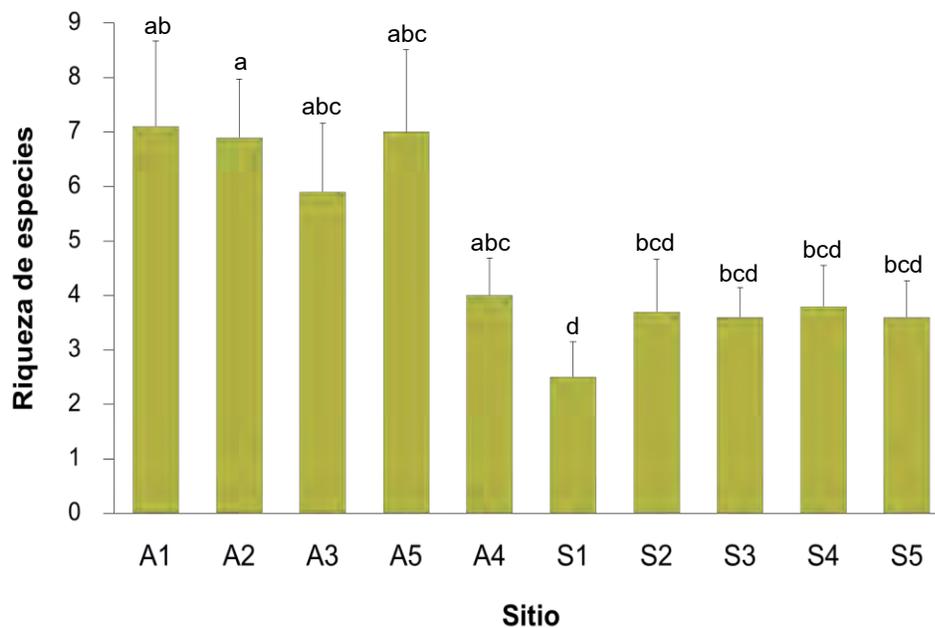


Figura 11. Riqueza promedio de especies de HMA ( $\pm 1$  E.E.) por sitio. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

## 7.2 Abundancia de esporas

*Claroideoglossus* fue el género con el mayor aporte de esporas (1963), seguido de *Acaulospora* con 1397 y *Funneliformis* con 858; por otro lado, *Ambispora*, *Scutellospora*, *Entrophospora* y *Gigaspora* fueron los géneros que aportaron la menor cantidad de esporas (< 17 esporas; Fig. 12).

La especie más abundante fue *C. etunicatum* con 1595 esporas que representa el 27.89% del total, le siguen *D. eburnea* y *A. kentinensis* con 735 y 734 esporas (12.85% y 12.83%), mientras que *A. delicata*, *S. gilmorei* y *A. aff. cavernata* sólo presentaron una espora que corresponde al 0.02%.

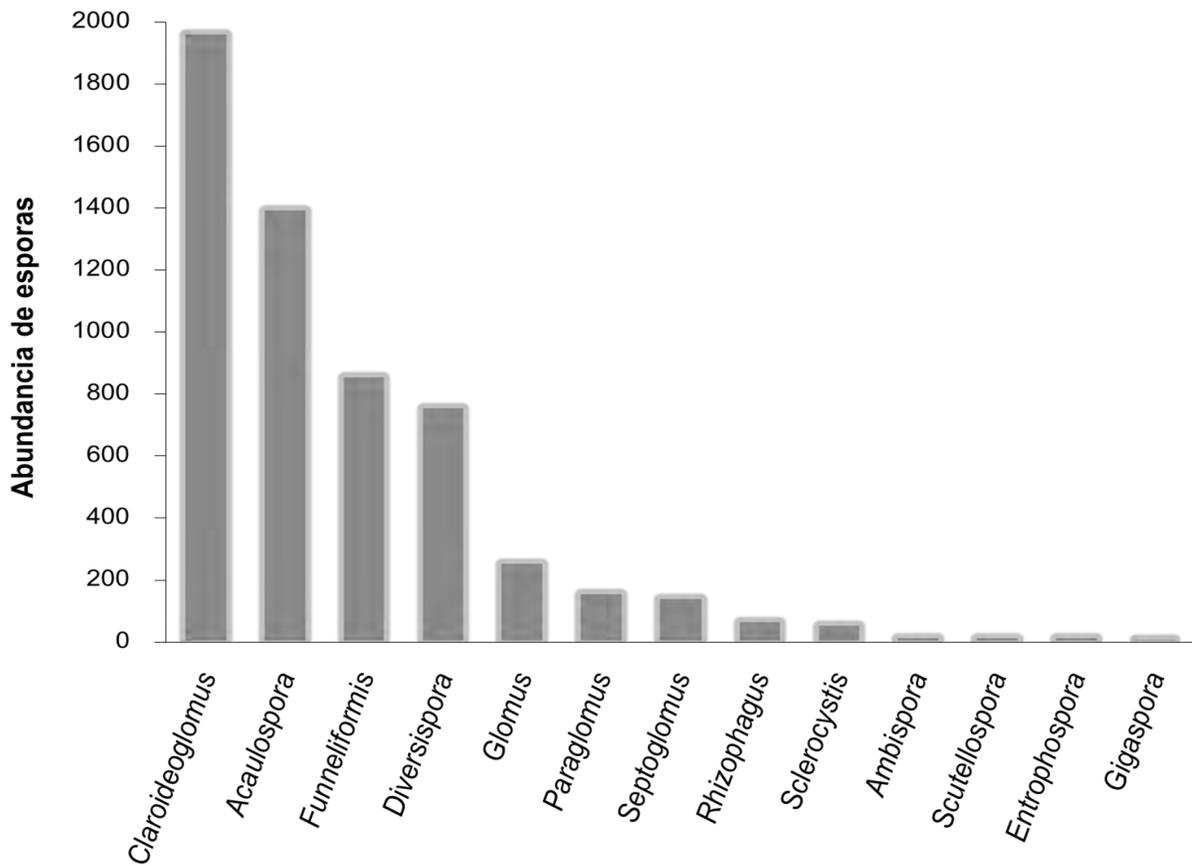


Figura 12. Abundancia total de esporas por género presentes en todos los sitios durante ambas épocas.

Las especies más abundantes para sitios de selva madura fueron *A. kentinensis*, *D. eburnea* y *F. verruculosum* las cuales comprenden el 58% de las esporas totales para ese tipo de vegetación. Por otro lado, en los sitios de vegetación secundaria más jóvenes (5 y 18 años) *A. kentinensis*, *C. etunicatum* y *D. eburnea* representan el 59 y 81%. *F. verruculosum*, *C. etunicatum* y *C. claroideum* fueron las tres especies más esporulantes en edades más avanzadas (24 y 50 años) que corresponden a los sitios A3 y A4, mientras que en A5 el 44% estuvo conformado por *D. eburnea*, *Sp. constrictum* y *A. mellea* (Fig. 13).

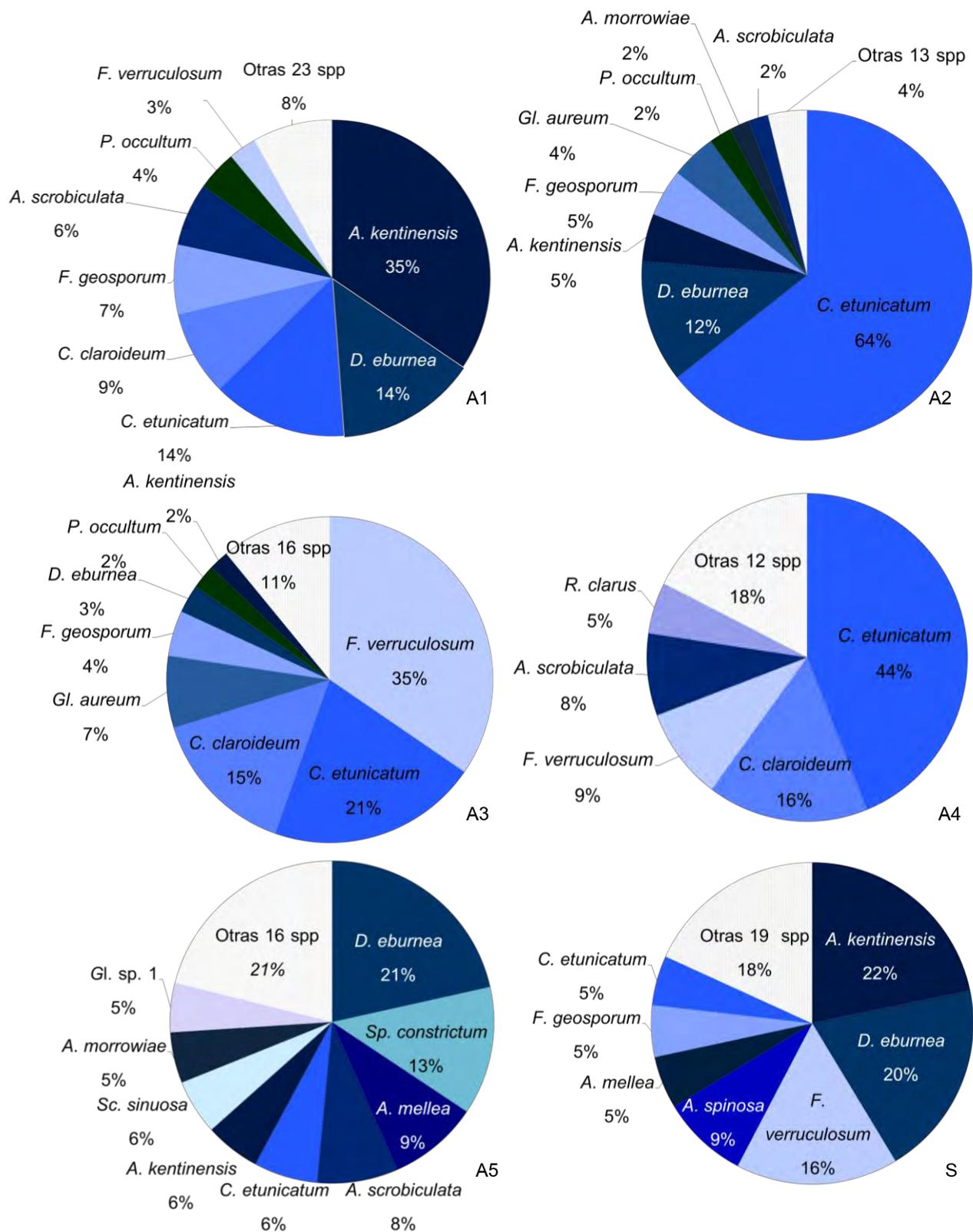


Figura 13. Abundancia relativa (% esporas totales) de especies de HMA presentes en los cinco sitios de acahual A1 (5 años), A2 (18 años), A3 (24 años), A5 (27 años) y A4 (50 años) y uno general de selva (S).

### 7.2.1 Abundancia de esporas de HMA por sitio

La mayor abundancia de esporas se presentó en los sitios de vegetación secundaria joven (157.7±34.07 y 102.4±27.53) y la menor en un sitio de selva (9.7±2.91). Las diferencias fueron significativas ( $H = 32.764$ ,  $gl = 9$ ,  $p \leq 0.05$ ) sólo en la comparación del acahual 2 (18 años) y un sitio de selva (S1; Fig. 14).

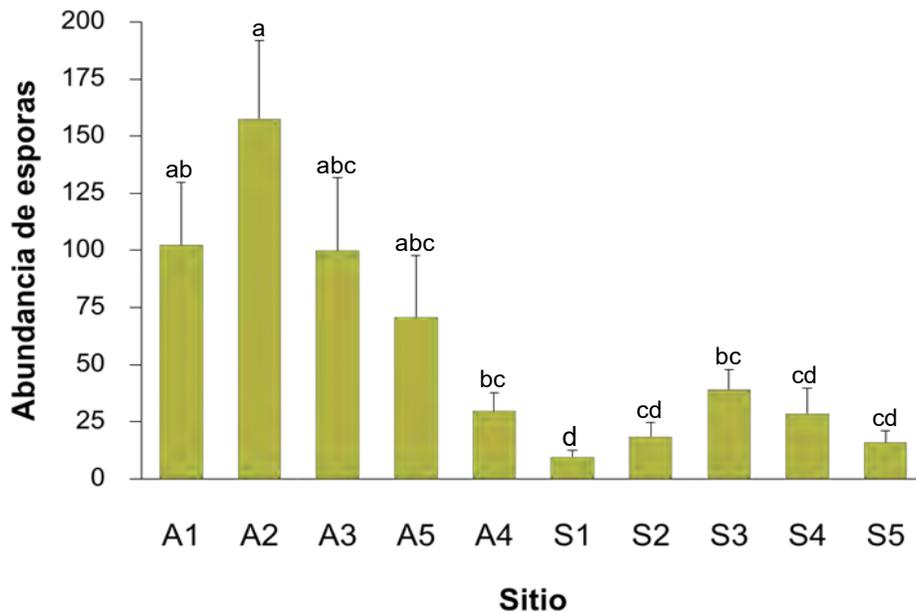


Figura 14. Abundancia promedio de esporas de HMA ( $\pm 1$  E.E.) por sitio. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

### 7.3 Diversidad de HMA

De acuerdo al índice de Shannon-Wiener, el ambiente que mostró mayor diversidad promedio fue el acahual ( $1.06 \pm 0.13$ ), mientras que la selva madura tuvo la menor diversidad ( $0.76 \pm 0.09$ ).

Los sitios de selva tuvieron los índices más bajos (0.58, 0.61), el bosque secundario más joven (1.14) y los de edad intermedia (1.19 y 1.04) tuvieron los valores más altos. Sin embargo, la prueba de Kruskal-Wallis no mostró diferencias significativas en la diversidad como resultado de la edad de abandono entre sitios ( $H = 9.6349$ ,  $gl = 9$ ,  $p = 0.3808$ ).

Los valores de diversidad fueron mayores en la época seca que en la lluviosa, excepto para el acahual 5 (Cuadro 8).

Cuadro 8. Valores del índice de diversidad de Shannon-Wiener para cada uno de los sitios durante la época lluviosa y seca.

<b>SITIO</b>	<b>A1</b>	<b>A2</b>	<b>A3</b>	<b>A5</b>	<b>A4</b>	<b>S1</b>	<b>S2</b>	<b>S3</b>	<b>S4</b>	<b>S5</b>
LLUVIAS	1.06	0.47	0.71	1.24	0.44	0.00E+00	0.32	0.43	0.82	0.46
SECAS	1.23	1.47	1.38	1.15	1.47	1.16	1.34	0.80	1.05	1.22

A: acahual (A1 = 5 años, A2 = 18 años, A3 = 24 años, A5 = 27 años y A4 = 50 años); S: selva.

#### 7.4 *Curvas de acumulación de especies*

Las curvas de acumulación de especies por tipo de vegetación ascienden hasta volverse asintóticas, lo que indica que el esfuerzo de muestreo fue suficiente para representar a la comunidad de HMA. Sin embargo, en ambas curvas la riqueza observada se mantiene por debajo de los valores estimados por Jackknife 1 y Jackknife 2 (Fig. 15), esto implica que aún es posible encontrar más especies que las registradas en este trabajo.

El número de especies observadas acumuladas en todos los sitios de acahual, estuvo por debajo de los valores estimados (Jackknife 1 y Jackknife 2) y ninguna alcanzó la asíntota, lo que sugiere que hace falta un mayor esfuerzo de muestreo (Fig. 16). Los sitios A1, A3 y A4 presentan curvas similares y que ascienden bruscamente por lo que requieren un mayor esfuerzo de muestreo.

Con base en el promedio de los estimadores evaluados, el número de especies esperadas para los sitios de vegetación secundaria joven fue de 47 y 27 especies (A1 y A2), de 38 y 34 para los sitios de etapas intermedias y de 24 para el sitio más viejo (A4).

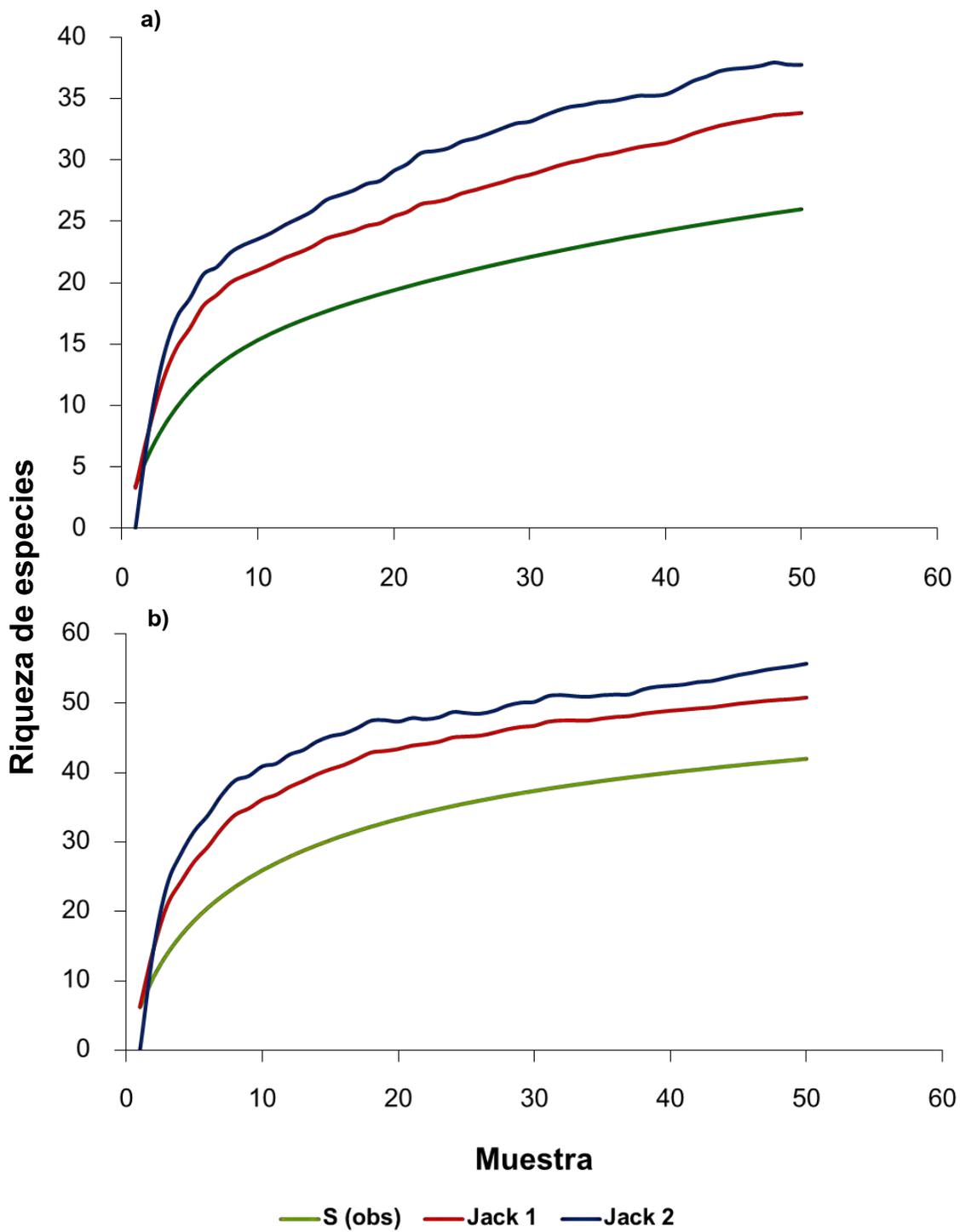


Figura 15. Curvas de acumulación de especies de HMA observadas S (obs) y estimadas de Jacknife 1 y Jacknife 2 para a) selva y b) achahual.

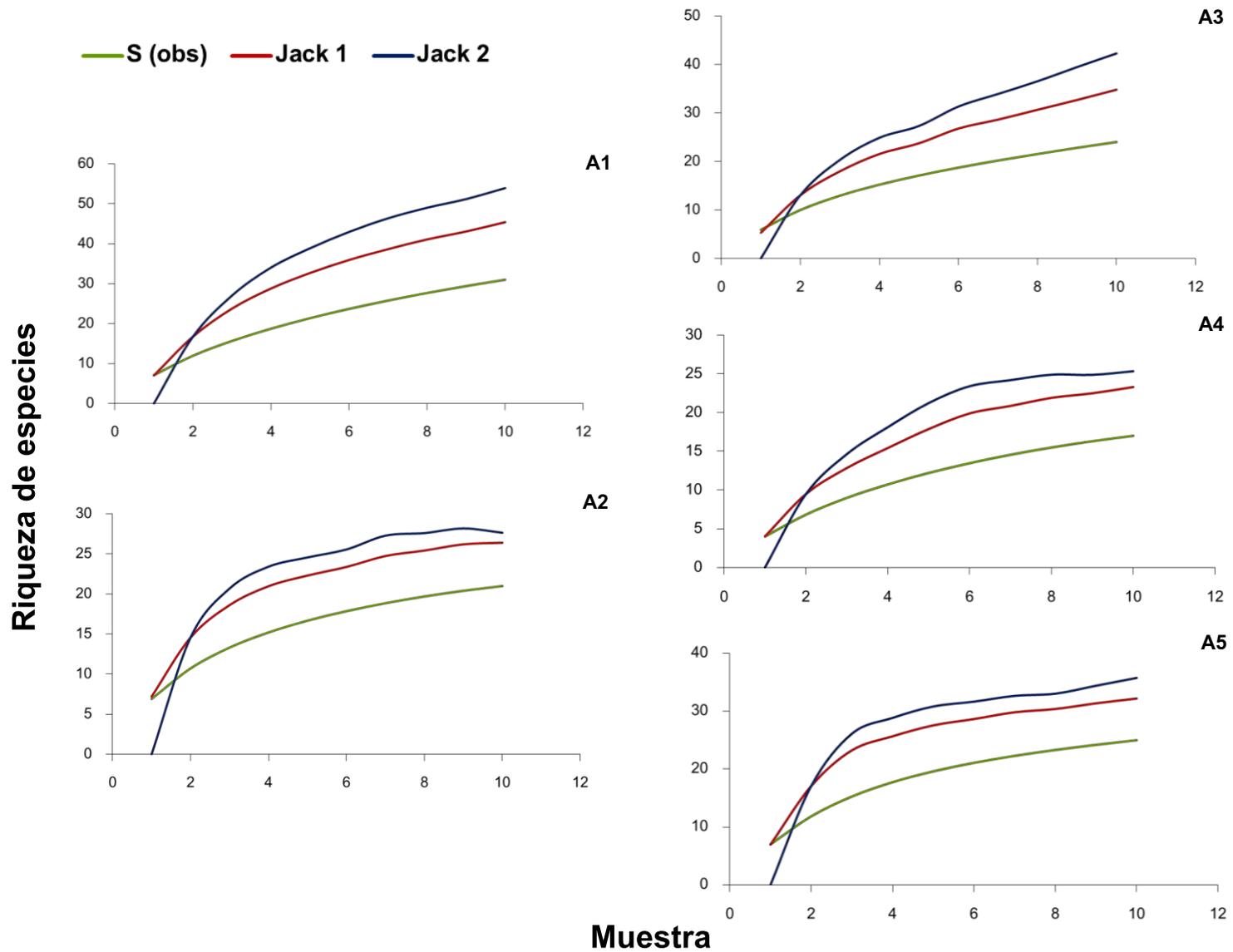


Figura 16. Curvas de acumulación de especies de HMA observadas S (obs) y estimadas de Jacknife 1 y Jacknife 2 para cada sitio de acahual. **A1** (5 años), **A2** (18 años), **A3** (24 años), **A5** (27 años) y **A4** (50 años).

### 7.5 Diferencias entre épocas del año

Se registraron 36 especies para cada época, de las cuales se comparten 28. La composición de HMA fue diferente entre épocas ya que, ocho especies son exclusivas de cada una (Cuadro 9). Hubo diferencias significativas en el número de especies ( $W = 484.5$ ,  $p \leq 0.05$ ; Fig. 17), presentándose los valores más altos en la época seca.

Cuadro 9. Especies de HMA exclusivas de cada época.

SECA	LLUVIOSA
<i>A. aff. cavernata</i>	<i>A. colombiana</i>
<i>Am. callosa</i>	<i>A. delicata</i>
<i>C. drummondii</i>	<i>A. sp. 2</i>
<i>Gl. aureum</i>	<i>A. sp. 4</i>
<i>Gl. spinuliferum</i>	<i>D. aurantium</i>
<i>R. clarus</i>	<i>D. trimurales</i>
<i>S. gilmorei</i>	<i>Gl. sp. 2</i>
<i>Sc. clavispora</i>	<i>S. sp. 1</i>

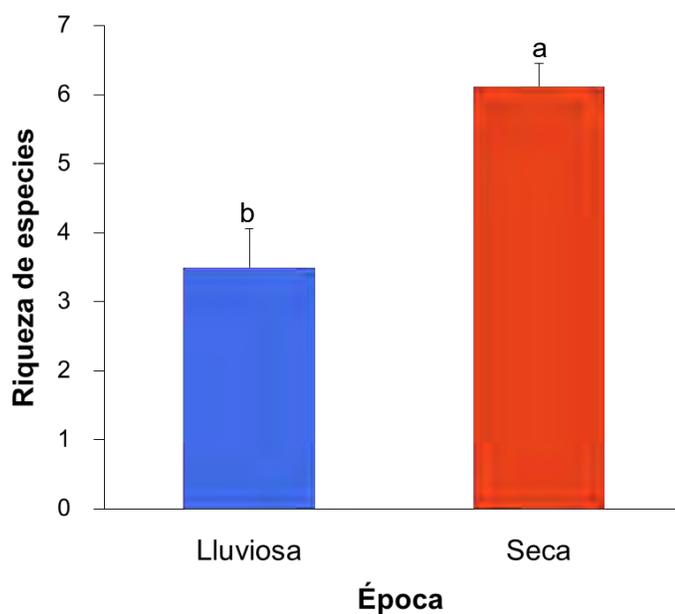


Figura 17. Riqueza promedio de especies ( $\pm 1E.E.$ ) de HMA para ambas épocas. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

La riqueza de especies tiende a ser mayor en la época seca en comparación con la época lluviosa para la mayoría de los sitios, siendo menor únicamente en el acahual 1 y el acahual 5 (Fig. 18). Al evaluar la interacción sitio-época del año se encontraron diferencias significativas ( $H = 54.729$ ,  $gl = 19$ ,  $p \leq 0.05$ ); siendo diferentes de los demás A1, A2 y S1 en lluvias y A3, S3 y S5 en secas.

Durante la época seca los valores más altos los presentaron A3 (21 especies) y A2 (18 especies), mientras S1 tuvo el valor más bajo con 10 especies. Por otra parte, durante la época lluviosa A1 y A5 presentaron 25 y 23 especies de HMA, respectivamente, y nuevamente S1 presentó el valor más bajo con dos especies.

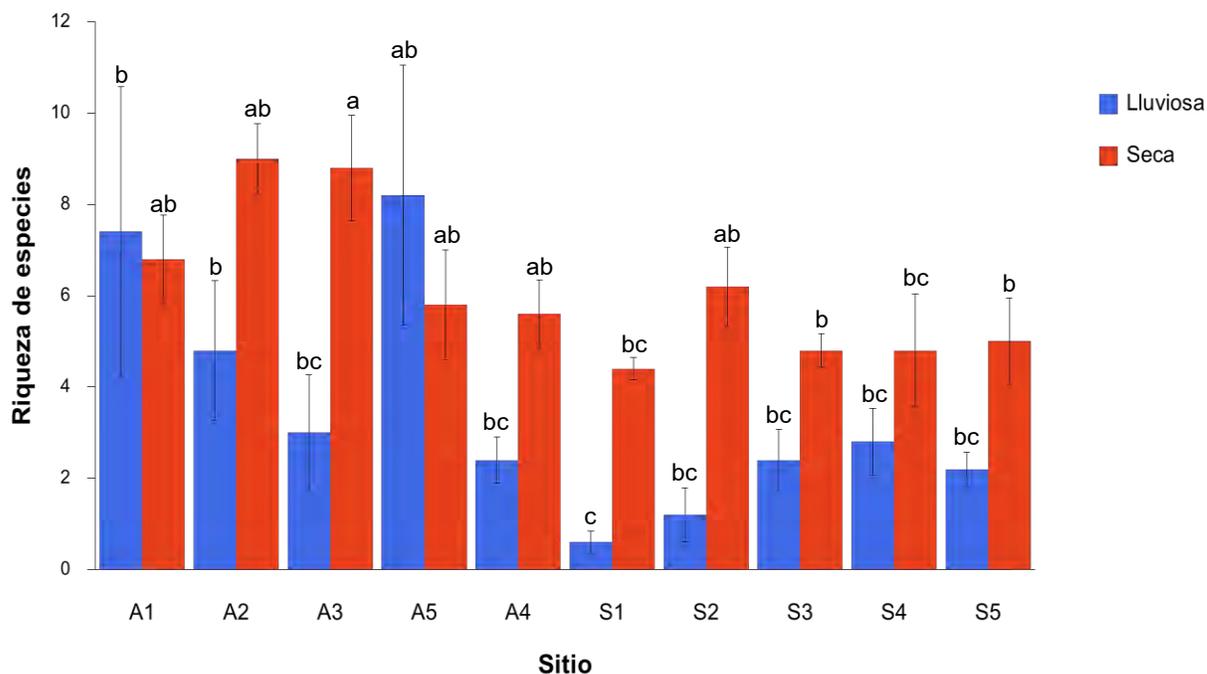


Figura 18. Riqueza promedio de especies ( $\pm 1$  E.E.) de HMA en los diez sitios durante la época seca y lluviosa. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). Los sitios de acahual se encuentran ordenados de acuerdo a la edad: A1 (5 años), A2 (18), A3 (24), A5 (27) y A4 (50).

Con relación al número de esporas totales, este fue mayor en la época seca (3355 esporas) con respecto a la época lluviosa (2364 esporas) (Cuadro 10), siendo las diferencias significativas ( $W = 689.5$ ,  $p \leq 0.05$ ; Fig. 19).

Cuadro 10. Riqueza de especies y abundancia total de esporas de HMA por tipo de vegetación y época de muestreo.

VEGETACIÓN	SELVA	ACAHUAL
<b>LLUVIAS</b>		
<b>Riqueza específica</b>	15	35
<b>Abundancia</b>	243	2121
<b>SECAS</b>		
<b>Riqueza específica</b>	23	34
<b>Abundancia</b>	874	2481
<b>Riqueza total</b>	26	42

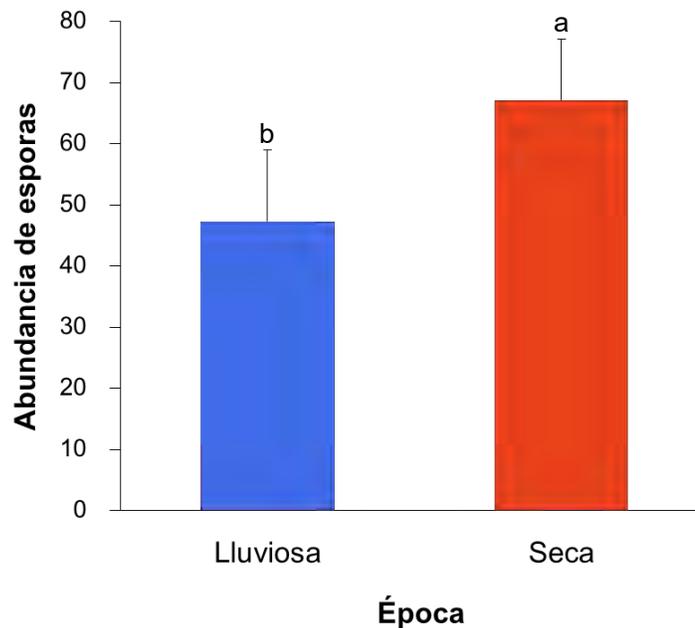


Figura 19. Abundancia promedio de esporas ( $\pm 1$  E.E.) para cada época. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

De forma general la mayor abundancia de esporas se presentó en la época seca para la mayoría de los sitios. Este patrón se observó en todos los sitios de selva y en dos sitios de acahual (A1 y A3), mientras que los acahuales A2, A4 y A5 presentaron la mayor abundancia de esporas durante las lluvias (Fig. 20).

Se encontraron diferencias significativas en la interacción sitio-época del año ( $H = 61.083$ ,  $gl = 19$ ,  $p \leq 0.05$ ), A1, A2, A5 y A4 fueron diferentes al S1 para la época lluviosa.

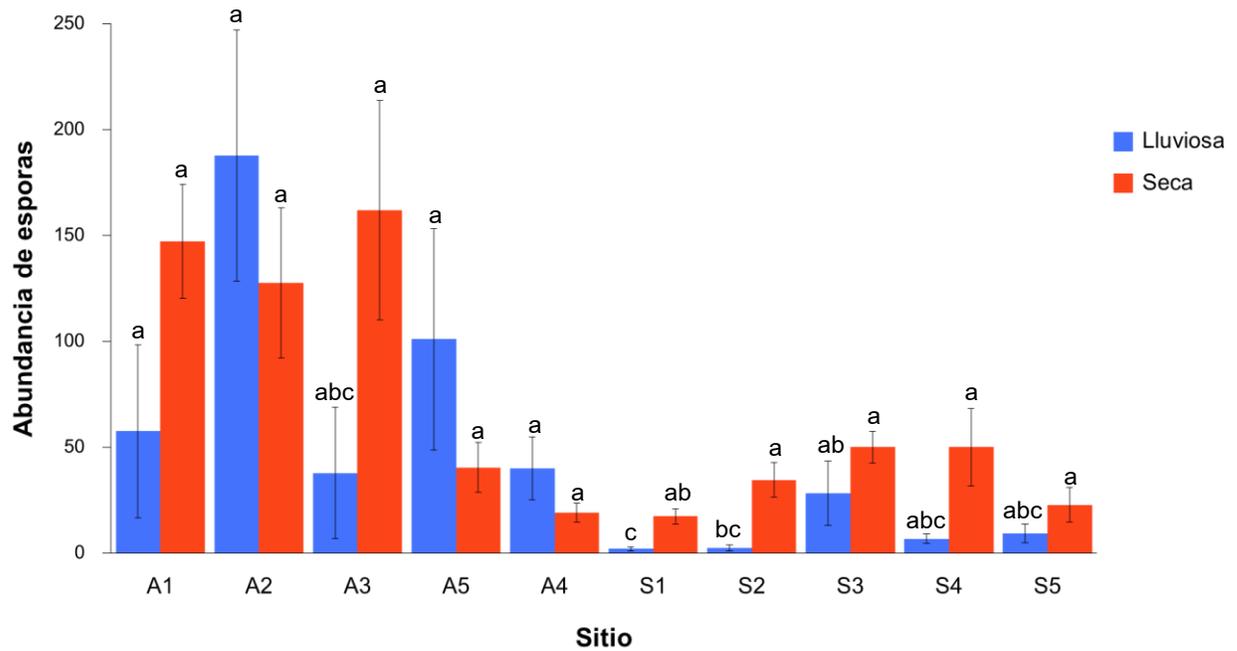


Figura 20. Abundancia promedio de esporas ( $\pm 1$  E.E.) de HMA en los diez sitios durante la época seca y lluviosa. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). Los sitios de acahual se encuentran ordenados de acuerdo a la edad: A1 (5 años), A2 (18), A3 (24), A5 (27) y A4 (50).

La diversidad mostró el mismo comportamiento con los valores más altos durante la época seca ( $W = 486$ ,  $p \leq 0.05$ ; Cuadro 11 y Fig. 21).

Cuadro 11. Índice de diversidad de Shannon-Wiener para los HMA en Los Tuxtlas, Veracruz, por tipo de vegetación, época y diversidad promedio ( $1 \pm EE$ ).

SITIO	ÉPOCA	DIVERSIDAD	PROMEDIO
SELVA	LLUVIOSA	0.45	$0.76 \pm 0.09$
	SECA	1.11	
ACAHUAL	LLUVIOSA	0.88	$1.06 \pm 0.13$
	SECA	1.34	

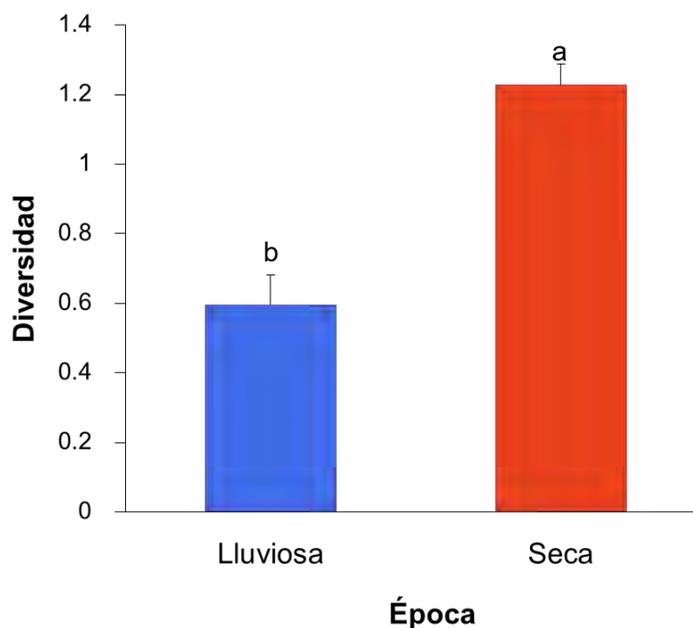


Figura 21. Diversidad promedio de HMA ( $\pm 1$  E.E.) para cada época. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

De acuerdo con los datos de abundancia relativa, las especies dominantes en la selva variaron notablemente en función de la estacionalidad (Fig. 22), ya que en la época seca las especies abundantes fueron *A. kentinensis* y *D. eburnea* las, cuales no estuvieron presentes en la época lluviosa.

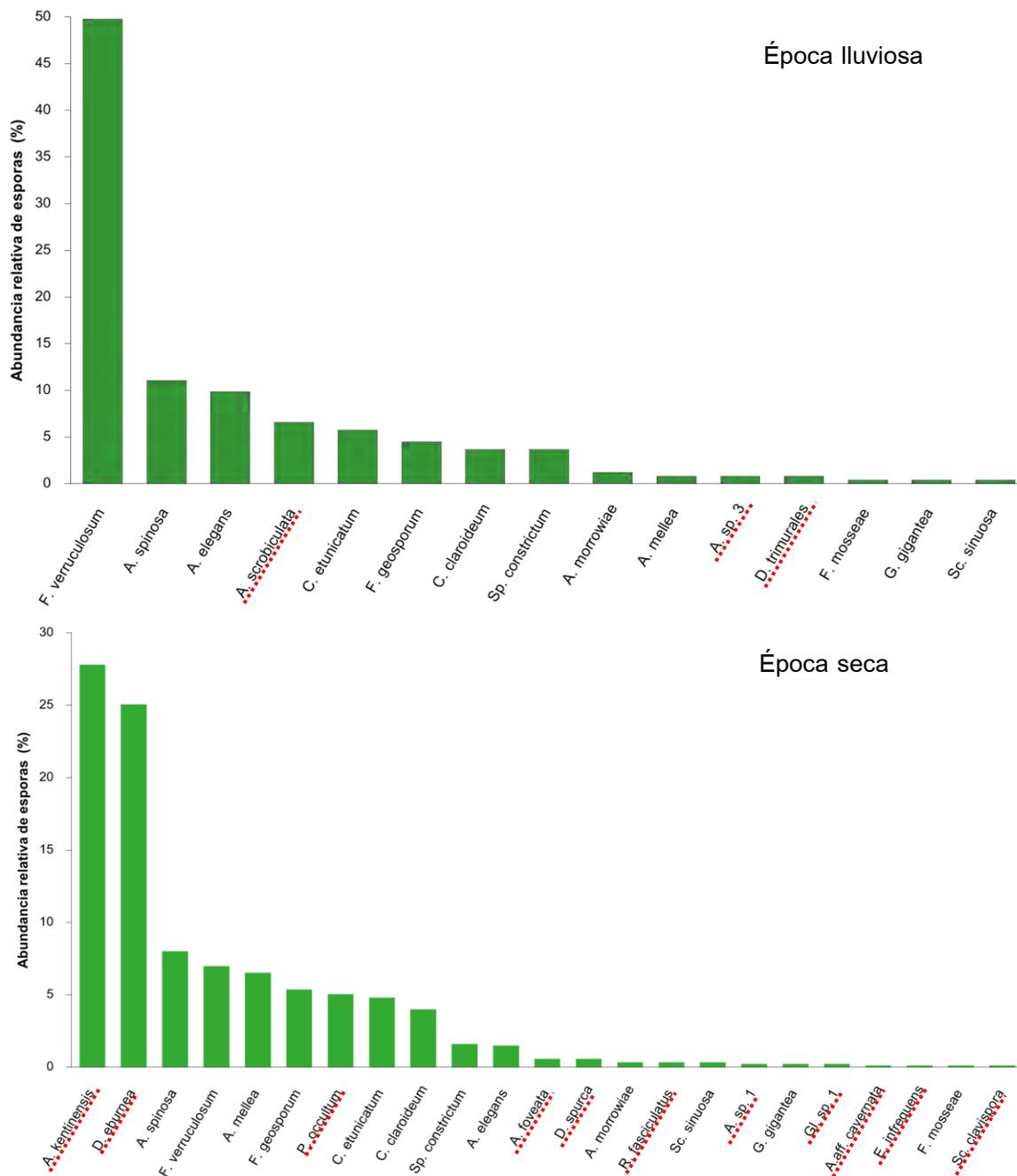


Figura 22. Abundancia relativa de esporas de HMA de las especies encontradas en sitios de selva en Los Tuxtlas, Veracruz, por época del año. Se resaltan en rojo las especies exclusivas de cada época.

En los acahuales la especie dominante fue *C. etunicatum* en ambas épocas, seguida de *A. kentinensis*, *D. eburnea* y *F. verruculosum* (en secas), que también estuvieron presentes en lluvias pero en menor abundancia (Fig. 23).

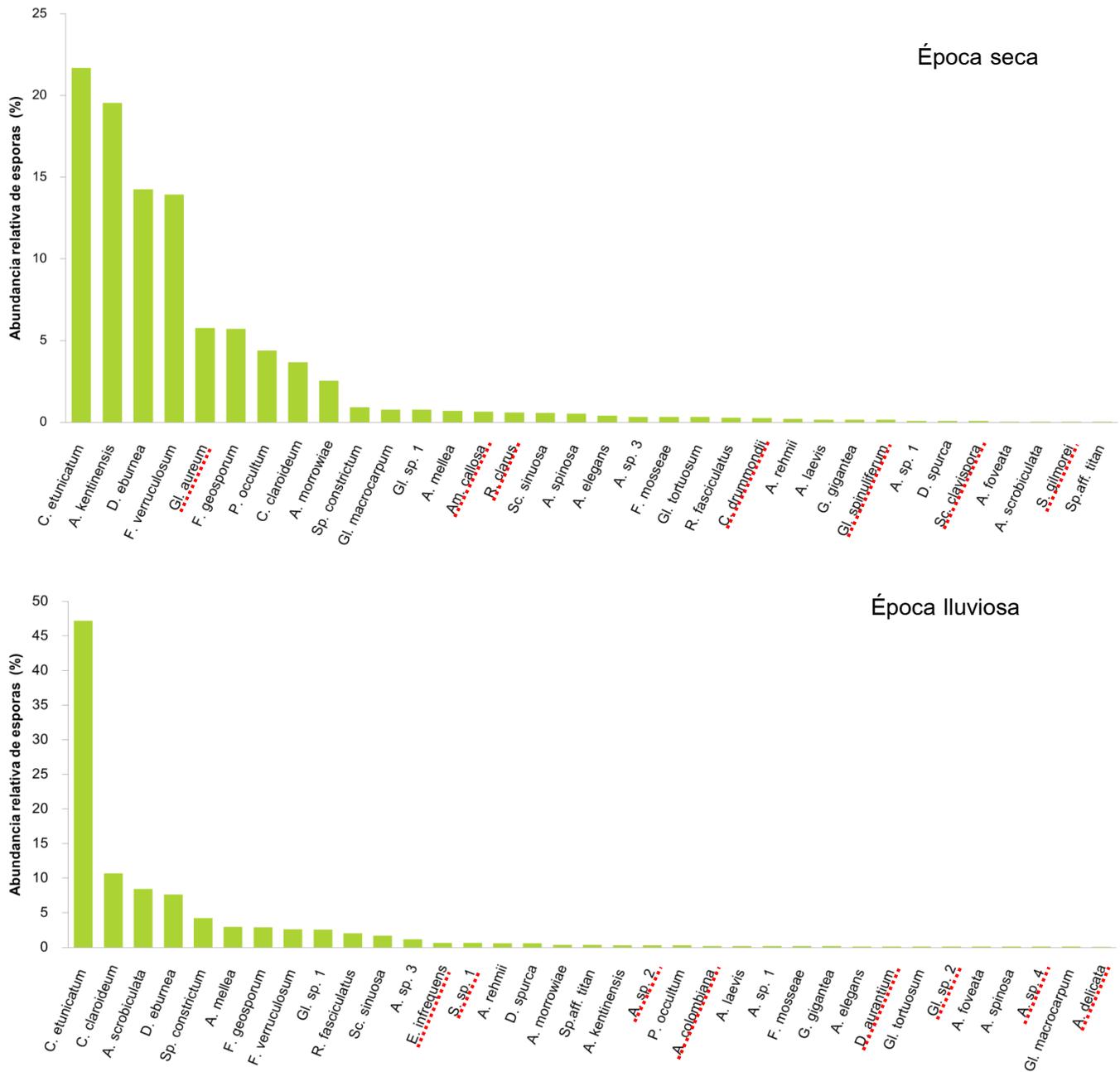


Figura 23. Abundancia relativa de esporas de HMA de las especies encontradas en acahuales en Los Tuxtlas, Veracruz, por época del año. Se resaltan en rojo las especies exclusivas de cada época.

## 7.6 Análisis de correlación

El análisis de correlación entre las variables físico-químicas del suelo con la riqueza de especies y abundancia de esporas de HMA mostró para ambas épocas, que la riqueza y la abundancia de HMA se correlacionaron positivamente entre sí; por otra parte, en la época seca, se encontró una correlación significativa y positiva entre la riqueza y el pH. No se encontraron correlaciones significativas con ninguna de las otras propiedades físico-químicas del suelo (Cuadro 12).

Cuadro 12. Correlación entre la abundancia de esporas y riqueza de especies de HMA. con las propiedades físico-químicas del suelo por época del año. Se resaltan en negritas las significativas ( $p < 0.05$ ).

Variables	LLUVIOSA		Variables	SECA	
	Riqueza de especies	Abundancia de esporas		Riqueza de especies	Abundancia de esporas
Abundancia de esporas	<b>0.82</b>	1.00	Abundancia de esporas	<b>0.79</b>	1.00
pH	-0.16	-0.11	pH	<b>0.45</b>	0.40
Ct	0.01	0.17	Ct	0.22	0.01
Nt	0.18	0.14	Nt	0.22	0.06
P	0.07	0.17	P	-0.22	-0.07
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	-0.29	-0.39	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	0.04	-0.03
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	-0.20	-0.07	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	-0.01	0.14
Arena	-0.17	0.01	Arena	0.33	0.39
Limo	0.23	0.03	Limo	-0.38	-0.22
Arcilla	0.05	-0.11	Arcilla	-0.09	-0.25

Ct: carbono total; MO: materia orgánica; Nt: nitrógeno total; P: Fósforo; NO<sub>3</sub><sup>-</sup>: nitratos; NH<sub>4</sub><sup>+</sup>: amonio.

## 7.7 Análisis multivariado

### 7.7.1 Época lluviosa

El Análisis de Componentes Principales (ACP) para la abundancia de esporas y las propiedades físico-químicas del suelo mostró que, los primeros tres componentes explicaron el 72.45% de la variación (Cuadro 13). El primer componente representó el 44.01%; las variables que presentaron los valores positivos más altos fueron Ct (8.93%),  $\text{NH}_4^+$  (6.76%), Nt (5.95%) y contenido de arena (6.02%), mientras que el contenido de arcilla tuvo una contribución negativa (5.13%). El tercer componente representó el 13.16% de la variación total; la abundancia contribuyó con el 6.46% de la variación explicada por éste.

Cuadro 13. Valores propios y porcentaje acumulado de variación para los primeros ejes para la abundancia de esporas de HMA y las propiedades físico-químicas del suelo, durante la época lluviosa. En negritas las variables con un valor de correlación > 0.70.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Valores propios	4.4005	1.5297	1.3156
Porcentaje de variación acumulado	44.0056	59.3032	72.4599
Vectores propios			
Abundancia (A)	0.0783	-0.3031	<b>0.8038</b>
Ct	<b>0.9447</b>	-0.0778	0.0451
Nt	<b>0.7713</b>	0.0818	0.2672
$\text{NH}_4^+$	<b>0.8220</b>	0.0919	-0.3236
Arena	<b>0.7758</b>	-0.5171	-0.2290
Arcilla	<b>-0.7164</b>	0.3813	0.3295

Ct: carbono total; Nt: nitrógeno total;  $\text{NH}_4^+$ : amonio.

En la Fig. 24 se observa del lado izquierdo del eje vertical aquellos sitios que presentaron alto contenido de arcillas, mientras que del lado derecho sitios con los valores más altos de Ct,  $\text{NH}_4$  y Nt; sobre el eje horizontal se ubican principalmente sitios de selva con valores bajos en la abundancia de esporas y por debajo sitios de acahual con valores que van de intermedios a altos en la abundancia. Los sitios S1 y A5 destacan por mostrar un comportamiento distinto del resto.

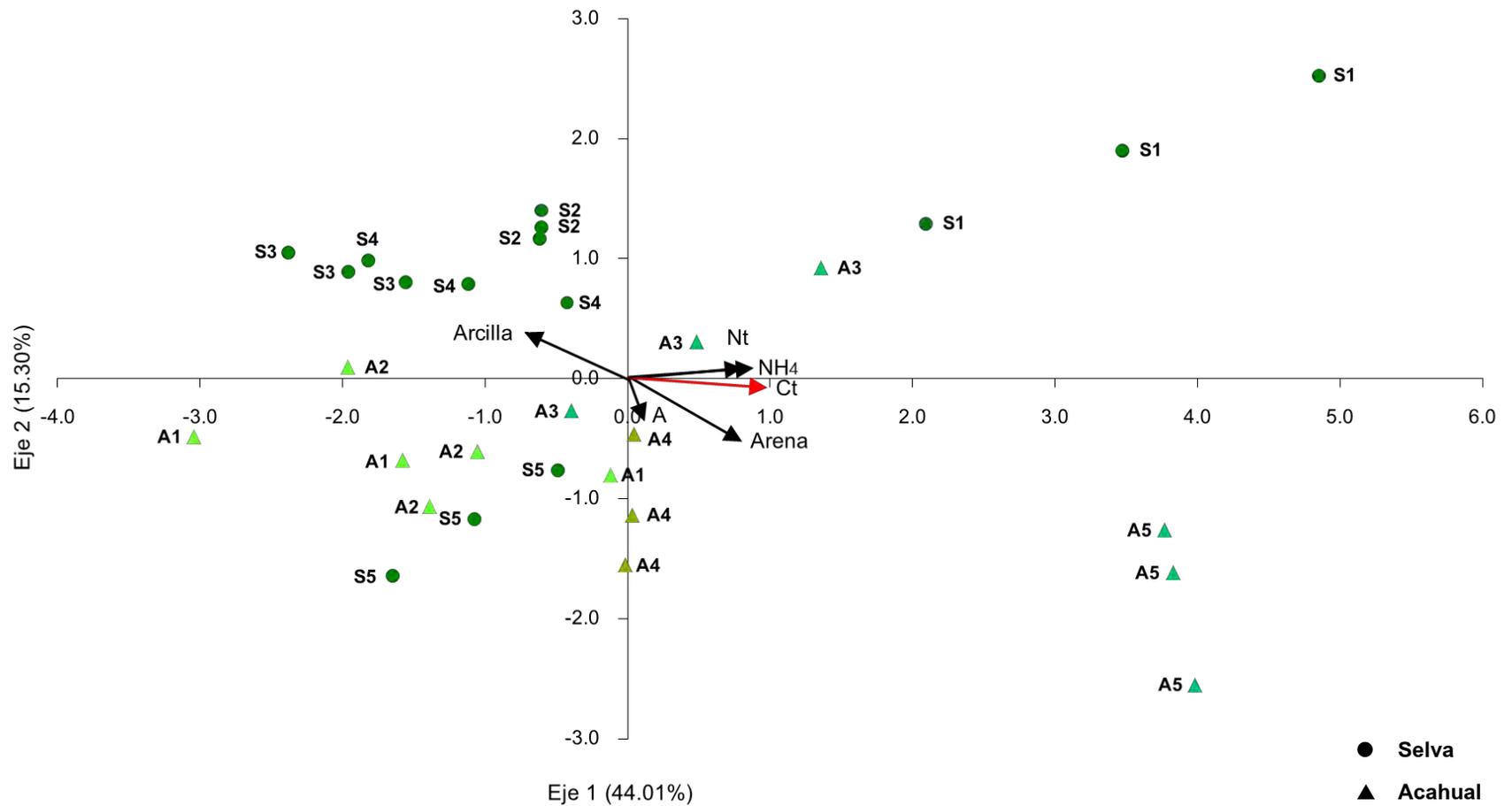


Figura 24. Análisis de Componentes Principales para la abundancia de esporas de HMA y las propiedades físico-químicas del suelo, durante la época lluviosa. Las flechas rojas representan las variables con valores en la correlación  $\geq 0.90$ . A: abundancia de esporas; Ct: carbono total; NH<sub>4</sub><sup>+</sup>: amonio; Nt: nitrógeno total.

En el caso del análisis multivariado con los componentes biológicos (riqueza, producción de micelio y colonización intrarradical) y la abundancia de esporas, los primeros dos componentes explicaron en 77.53% la variación (Cuadro 14). El primer componente representó el 47.34%; la riqueza de especies y la abundancia de esporas contribuyeron con el 43.22%, de la variación explicada por éste. El segundo componente representó el 30.19% de la variación; la colonización intrarradical y la longitud de micelio tienen una contribución negativa (16.99 y 12.40%, respectivamente).

Cuadro 14. Valores propios y porcentaje acumulado de variación para los primeros ejes para la abundancia de esporas de HMA y los componentes biológicos, durante la época lluviosa. En negritas las variables con un valor de correlación > 0.70.

	Eje 1	Eje 2
Valores propios	1.89	1.20
Porcentaje de variación acumulado	47.3363	77.5281
Vectores propios		
Abundancia (A)	<b>0.9308</b>	-0.0489
Riqueza (S)	<b>0.9287</b>	0.1712
Longitud de micelio (TL)	0.3658	<b>-0.7043</b>
Colonización intrarradical (CI)	-0.1748	<b>-0.8245</b>

A diferencia de las propiedades físico-químicas del suelo el ACP de los componentes biológicos agrupó sitios de selva y acahual. Los sitios que se distribuyeron del lado derecho del eje vertical presentaron los valores más altos de abundancia de esporas y riqueza de especies (A2 y A5), mientras que aquellos aledaños al eje vertical en la parte inferior de la gráfica presentaron los valores más altos de TL y CI (S1, S3, A2, A4 y A5). Además, en la parte superior izquierda se ubican principalmente sitios de selva con los valores más bajos de abundancia de esporas y TL (Fig. 25).

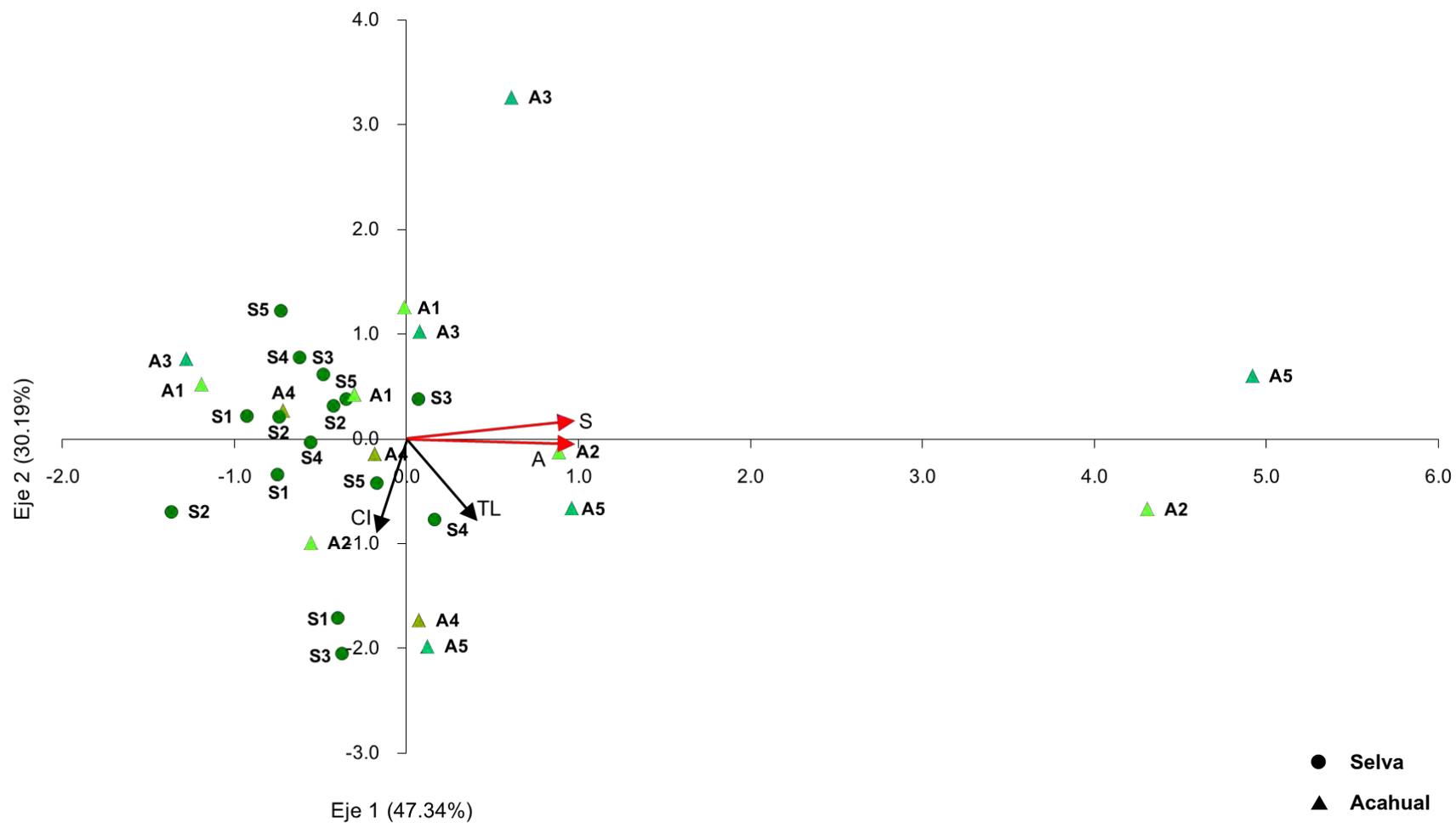


Figura 25. Análisis de Componentes Principales para la abundancia de esporas de HMA y los componentes biológicos, durante la época lluviosa. Las flechas rojas representan las variables con valores en la correlación  $\geq 0.90$ . A: abundancia de esporas; S: riqueza de especies; TL: longitud de micelio; CI: colonización intrarradical.

### 7.7.2 Época seca

El ACP para la abundancia de esporas de HMA y las propiedades físico-químicas del suelo, mostró que los primeros tres componentes explicaron el 72.49% de la variación (Cuadro 15). El primer componente representó el 33.53%; las variables con los valores de contribución más altos fueron Ct (9.33%), Nt (9.31%), P (7.08%) y  $\text{NO}_3^-$  (6.10%; todos tienen contribución negativa). El segundo y el tercer componente representaron el 23.03 y el 15.94%, respectivamente. Las variables que explicaron esta variación en mayor proporción fueron el contenido de arena (8.54%) y la abundancia de esporas (6.37%) con una contribución positiva y el contenido de arcilla (6.97%) y limo (5.39%) con contribución negativa.

Cuadro 15. Valores propios y porcentaje acumulado de variación para los primeros ejes para la abundancia de esporas de HMA y las propiedades físico-químicas del suelo, durante la época seca. En negritas las variables con un valor de correlación > 0.70.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Valores propios	3.3530	2.3025	1.5938
Porcentaje de variación acumulado	33.5302	56.5557	72.4944
Vectores propios			
Abundancia (A)	0.0329	0.0033	<b>0.7984</b>
Ct	<b>-0.9657</b>	-0.1180	-0.0033
Nt	<b>-0.9648</b>	-0.0602	0.0762
P	<b>-0.8412</b>	-0.0173	-0.2521
$\text{NO}_3^-$	<b>-0.7812</b>	-0.4163	0.0614
Arena	-0.1615	<b>0.9240</b>	-0.1247
Limo	0.0794	-0.3220	<b>-0.7339</b>
Arcilla	0.1374	<b>-0.8351</b>	0.4006

Ct: carbono total; Nt: nitrógeno total; P: Fósforo;  $\text{NO}_3^-$ : nitratos.

El análisis multivariado agrupó sitios de selva y sitios de vegetación secundaria. Los factores que más influyeron en el ordenamiento espacial de la comunidad de HMA fueron los nutrientes (Ct y Nt) y la textura del suelo. Nuevamente el A5 muestra un comportamiento distinto al resto de los sitios y presenta los valores más altos de P (Fig. 26).

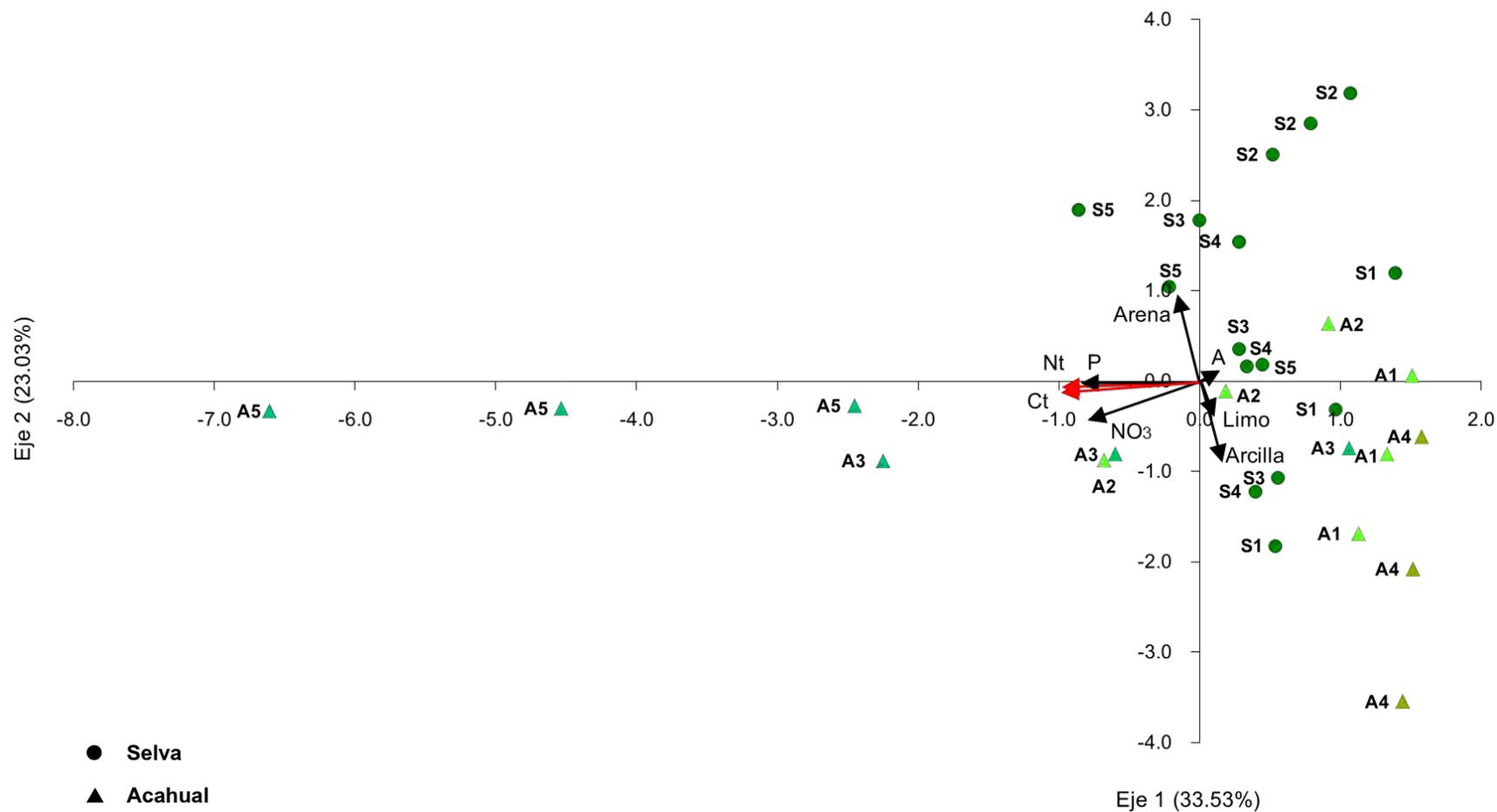


Figura 26. Análisis de Componentes Principales para la abundancia de esporas de HMA y las propiedades físico-químicas del suelo, durante la época seca. Las flechas rojas representan las variables con valores en la correlación  $\geq 0.90$ . A: abundancia de esporas; Ct: carbono total;  $\text{NO}_3^-$ : nitratos; Nt: nitrógeno total; P: fósforo.

En el análisis multivariado con los componentes biológicos (riqueza, producción de micelio, colonización intrarradical y concentración de ácidos grasos) y la abundancia de esporas, los primeros dos componentes explicaron el 79.76% de la variación (Cuadro 16). El primer y el tercer componente representaron el 37.26 y el 17.25%, respectivamente. Las variables que explicaron en mayor proporción fueron la riqueza (17.58%) y la colonización intrarradical (11.44%) con contribución negativa.

Cuadro 16. Valores propios y porcentaje acumulado de variación para los primeros ejes para la abundancia de esporas de HMA y los componentes biológicos, durante la época seca. En negritas las variables con un valor de correlación > 0.70.

	<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>	<b>Eje 3</b>
Valores propios	1.8632	1.2624	0.8623
Porcentaje de variación acumulado	37.2644	62.5139	79.7609
Vectores propios			
Abundancia (A)	<b>-0.9169</b>	0.1281	0.1787
Colonización Intrarradical (CI)	-0.2607	-0.5856	<b>-0.7565</b>
Riqueza (S)	<b>-0.9376</b>	0.0899	0.0374

En la Fig. 27 del lado izquierdo del eje vertical se encuentran los sitios que presentaron los valores más altos de riqueza de especies y abundancia de esporas que son en su mayoría sitios de acahual (A1, A2 y A3). Y por debajo del eje horizontal se ubican sitios que presentaron valores altos de CI y TL (S1, A2, A3, y A4).

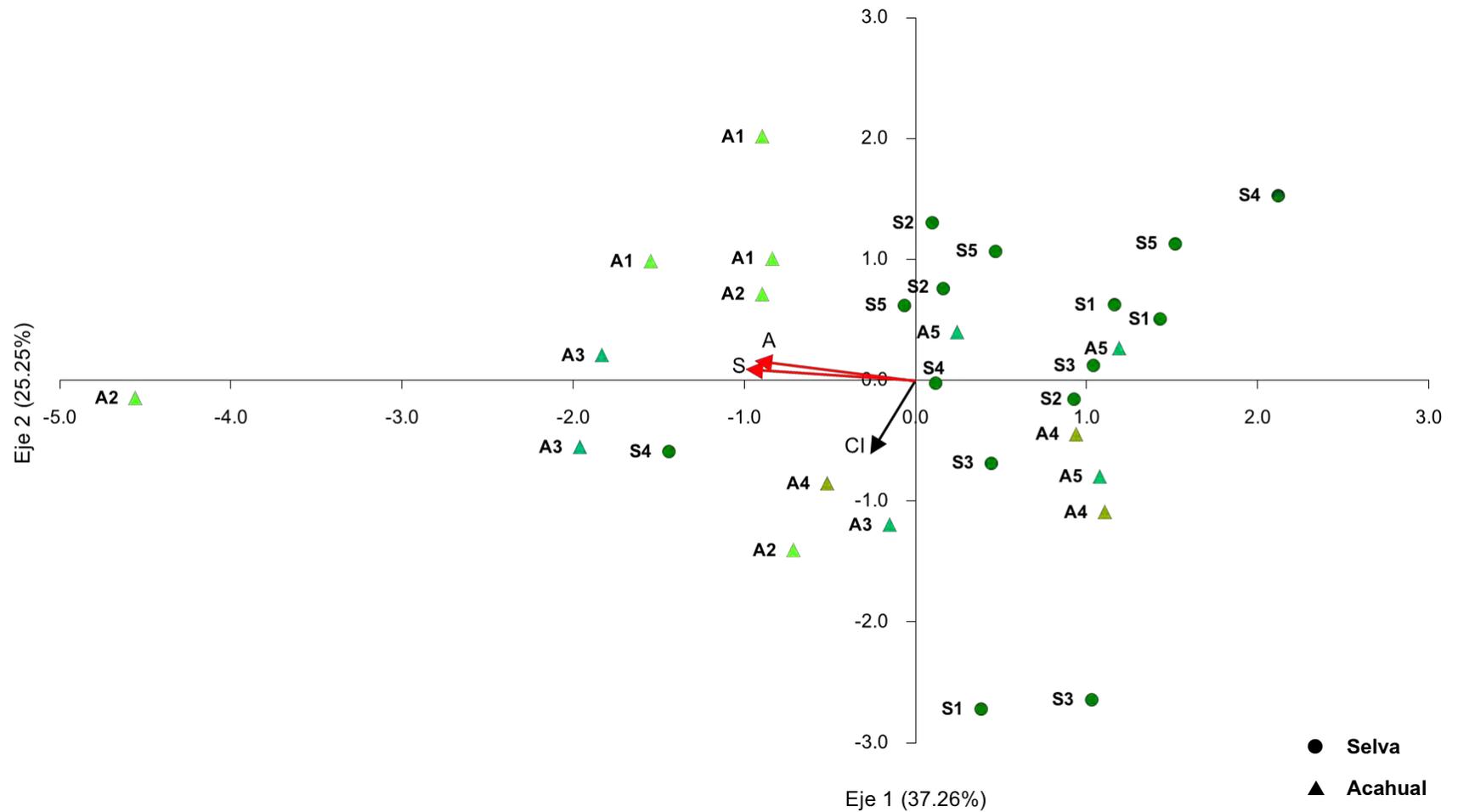


Figura 27. Análisis de Componentes Principales para la abundancia de esporas de HMA y los componentes biológicos, durante la época seca. Las flechas rojas representan las variables con valores en la correlación  $\geq 0.90$ . A: abundancia de esporas; S: riqueza de especies; Cl: colonización intrarradical.

## 8 DISCUSIÓN

### 8.1 Riqueza y composición de HMA

Las 44 especies de HMA encontradas en este estudio representan el 18.88% del total de especies reportadas a nivel mundial y el 42.3% para México (Chimal-Sánchez et al., 2016). Esta riqueza es similar a los valores reportados anteriormente en la selva húmeda de la región de Los Tuxtlas, donde Sánchez-Gallen (2011) encontró 43 especies de HMA, mientras que Varela et al. (2009) reportaron un total de 44 especies en diversos ambientes, de las cuales 31 se reportaron en sitios de selva; anteriormente, otros trabajos reportaron un menor número de especies (16 y 19, respectivamente; Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Luna, 2009). Si comparamos la riqueza de especies en este trabajo con otros estudios realizados en diferentes ecosistemas tropicales en el mundo, esta podría considerarse en algunos casos alta con respecto a la de Costa Rica (13 especies; Lovelock et al., 2003), China (27 especies; Zhao et al., 2003) y Panamá (24 especies; Mangan et al., 2004); similar a las 44 especies encontradas por Zhang et al. (2004) en China y a las 49 especies registradas en la Selva Lacandona, México (Álvarez-Sánchez et al., 2017) e inferior a lo reportado para Brasil (61; Stürmer y Siqueira, 2011).

Del total de especies encontradas siete no pudieron ser identificadas como alguna especie conocida, por lo que podrían ser nuevas especies para la ciencia. *Ambispora callosa* (Sieverd.) C. Walker, Vetsberg & A. Schüßler y *Claroideoglomus drummondii* (Blaszk. & C. Renker) C. Walker & A. Schüßler no se habían reportado con anterioridad en México.

De forma similar a lo encontrado por Álvarez-Sánchez et al. (2017) y Lovelock et al. (2003) *Acaulospora* es el género con el mayor número de especies seguido por *Glomus*, sin embargo, esto no concuerda con lo reportado en otros ecosistemas tropicales (Stürmer y Siqueira, 2011; Zhang et al., 2004; Zhao et al., 2003) ni con trabajos previos para la región de Los Tuxtlas (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Luna, 2009; Sánchez-Gallen, 2011) donde *Glomus* es el género mejor representado. De hecho la riqueza de especies de *Glomus* es baja en comparación con estos trabajos donde reportan entre ocho y 13 especies (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Varela et al., 2009); sin embargo, muchas de las especies de HMA reportadas son de sitios con algún tipo de disturbio. Se sabe que especies de *Glomus* dominan principalmente en este tipo de ambientes debido a que tienen tasas altas de crecimiento y de esporulación que les permiten

colonizarlos (Chagnon et al., 2013; Pereira, 2014); así, es necesario señalar que las especies que pertenecen a los géneros *Glomus sensu lato* predominaron en sitios de acahual donde las condiciones ambientales suelen ser más variables.

Además, en los últimos años el Phylum Glomeromycota ha sufrido una serie de cambios en la nomenclatura y clasificación, pues muchas especies anteriormente ubicadas en *Glomus* ahora se encuentran en géneros descritos recientemente como *Diversispora* y *Redeckera* y algunas especies dentro de la familia Claroideoglomeraceae (Redecker y Schüßler, 2014); estos cambios podrían explicar el bajo número de especies de *Glomus* reportadas en este trabajo.

La dominancia del género *Acaulospora* se ha detectado que puede estar relacionada con la distribución uniforme de la lluvia a lo largo del año (Lovelock et al., 2003), con suelos ácidos y de baja fertilidad (Chagnon et al., 2013; Stürmer y Siqueira, 2011) características que se presentan en selva y acahuales de Los Tuxtlas (Ver Acevedo, 2017). Además, este género ha sido reportado como dominante en sitios de vegetación secundaria (Stürmer et al., 2006). Especies pertenecientes a *Acaulospora* se encontraron tanto en sitios conservados de selva como en acahuales, registrándose en estos últimos 15 de las 16 especies reportadas, donde los valores de pH fueron ligeramente más bajos que en selva (Acevedo, 2017) lo cual podría explicar su preferencia por estos sitios.

A su vez, géneros como *Ambispora*, *Entrophospora*, *Gigaspora*, *Paraglomus*, *Rhizophagus*, *Sclerocystis*, *Scutellospora* y *Septoglosum* estuvieron representados por una o dos especies al igual que lo reportado en otros trabajos en selvas húmedas (Álvarez-Sánchez et al., 2017; Picone, 2000; Sánchez-Gallen, 2011). En particular, de *Gigaspora* y *Scutellospora* sólo se encontraron una y dos especies, respectivamente. *Gigaspora gigantea* se encontró en A1, A3, A4, S3 y S5, por otro lado *Scutellospora gilmorei* y *Scutellospora* sp 1 se encontraron en A1 y A2 lo cual podría indicar que se trata de sitios poco perturbados, ya que las especies gigasporoides prosperan en ambientes de bajo estrés y disturbio (Chagnon et al., 2013) y se sabe que estos géneros son susceptibles a las perturbaciones (Lovera y Cuenca, 2007).

Ocho de las especies identificadas en este estudio se distribuyeron ampliamente y fueron encontradas en al menos nueve de los diez sitios de estudio. Estas especies han sido halladas en ambientes muy diversos, como en pastizales (Picone, 2000), cultivos de maíz y frijol (Guadarrama-Chávez et al., 2007; de Pontes et al., 2017), sitios de vegetación secundaria (Guadarrama-Chávez

et al., 2007), en selva baja caducifolia (Guadarrama-Chávez et al., 2007), selva húmeda (Álvarez-Sánchez et al., 2017; Picone, 2000), sabana (de Pontes et al., 2017) y regiones áridas (Chimal-Sánchez et al., 2015; Dandan y Zhiwei, 2007); lo anterior indica que poseen una tolerancia muy amplia ante condiciones ambientales diversas, por tanto pueden ser consideradas especies generalistas, es decir, especies que pueden resistir a la perturbación y permanecer viables (Guadarrama et al., 2014). El predominio de estas especies en ambientes tan diferentes indica una alta plasticidad y una alta adaptación a diferentes impactos de origen biótico o abiótico (Pereira, 2014).

Muchas de estas especies han sido reportadas anteriormente como generalistas en campos abandonados de selva baja caducifolia, en agroecosistemas, pastizales y en diferentes usos de suelo en la Amazonia brasileña, como es el caso de *Acaulospora mellea*, *A. scrobiculata*, *Claroideoglomerus claroideum*, *C. etunicatum* ( $\equiv$  *Gl. etunicatum*), *Funneliformis geosporum* ( $\equiv$  *Gl. geosporum*), *Paraglomerus occultum* ( $\equiv$  *Gl. occultum*) y *Septoglomerus constrictum* ( $\equiv$  *Gl. constrictum*) (Guadarrama et al., 2014; Oehl et al., 2010; Oehl et al., 2003; Stürmer y Siqueira, 2011). Por otro lado, en fragmentos de selva en Los Tuxtlas *A. mellea*, *A. scrobiculata*, *C. claroideum*, *F. geosporum* y *S. constrictum* han sido reportadas dentro de las especies más frecuentes (Luna, 2009; Sánchez-Gallen, 2011).

Por otra parte, 16 especies se encontraron en menos de tres sitios. Rosendahl (2008) menciona que las comunidades de HMA siguen el mismo patrón de distribución de muchos organismos en el cual pocas especies son las más comunes mientras muchas otras son raras, lo cual depende de su hábitat. La presencia restringida de estas especies podría indicar que están adaptadas a condiciones ambientales particulares de cada sitio, o que estas condiciones favorecen la presencia de ciertas especies vegetales que como hospederos se pudiesen encontrar en ambientes muy particulares de la selva.

De éstas, 10 especies esporularon de forma exclusiva en alguno de los sitios de vegetación secundaria (Cuadro 5); y únicamente dos especies fueron exclusivas de selva (*Acaulospora* aff. *cavernata* y *Diversispora trimurales*) las cuales no han sido reportadas anteriormente en Los Tuxtlas en este tipo de vegetación (Luna, 2009; Núñez, 2006; Sánchez-Gallen, 2011). *Scutellospora gilmorei* al igual que en este trabajo ha sido reportada en la región con frecuencias bajas en diferentes fragmentos de selva (Luna, 2009; Sánchez-Gallen, 2011), mientras

*Acaulospora delicata*, *Rhizophagus clarus* y *Sclerocystis clavispora* son especies bastante frecuentes según reportes anteriores (Sánchez-Gallen, 2011), contrario a lo encontrado en nuestro estudio donde las dos primeras únicamente fueron reportadas en un sitio de acahual y la segunda fue encontrada en un sitio de selva y uno de acahual.

En cuanto a la época del año, se presentaron diferencias significativas, siendo mayor en la época seca, lo cual corrobora lo observado anteriormente por Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999) en Los Tuxtlas, esto indica que la disminución en la precipitación en la región influye en la composición de la comunidad de estos hongos. Álvarez-Sánchez et al. (2017) en la selva Lacandona reportaron una mayor riqueza de especies durante la época seca lo cual atribuyen a la baja disponibilidad de agua que afecta el desarrollo fúngico y la germinación de las esporas, en este sentido, las esporas de HMA abundan en el suelo y es posible encontrar una mayor riqueza de especies. De acuerdo con Guadarrama et al. (2014) la temporalidad tiene fuerte influencia sobre la diversidad de HMA, sin embargo estos últimos autores reportan mayor riqueza de especies durante la época lluviosa en una selva baja caducifolia.

Existen diferencias en la comunidad de HMA entre épocas, ya que ocho especies fueron exclusivas de cada una, lo cual refleja la importancia de la estacionalidad en el recambio de especies, ya que se ha encontrado que algunas especies de estos hongos presentan fenología estacional, reflejada en diferentes patrones de esporulación. Presentar nichos espaciales y estacionales contrastantes puede facilitar el mantenimiento de una comunidad diversa de HMA, lo cual resulta en el uso diferencial de los recursos, así un hongo que crece en primavera no compite con un hongo que crece en otoño (Pringle y Bever, 2002) y esto permite que especies de distintos linajes puedan coexistir debido a que tienen requerimientos diferentes (Maherali y Klironomos, 2007). Además, la temporalidad influye en el comportamiento de las especies dominantes; en el caso de la selva las especies que fueron dominantes durante la época seca (*Acaulospora kentinensis* y *Diversispora eburnea*) no estuvieron presentes en lluvias, mientras que en acahuales la especie dominante (*Claroideoglossum etunicatum*) presentó mayor abundancia durante lluvias y las especies que le seguían en dominancia cambiaron en secas. Se ha reportado que el aumento de la temperatura y la precipitación altera significativamente la producción relativa de esporas de las especies más abundantes y puede, además, ocasionar cambios en la composición de las comunidades de HMA (Sun et al., 2013).

## 8.2 Abundancia de esporas

Muchos estudios de comunidades de HMA se basan en la abundancia de esporas en el suelo, debido a que variaciones en ella pueden reflejar cambios en la comunidad de estos hongos.

En este trabajo *Claroideoglomus*, *Acaulospora* y *Funneliformis* fueron los géneros con el mayor aporte de esporas. En otro estudio realizado por Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999) señalan al género *Glomus* como el que aporta la mayor cantidad de esporas seguido de *Acaulospora*; mientras que en el trabajo de Luna (2009) los géneros más abundantes fueron *Acaulospora*, *Glomus* y en tercer lugar *Funneliformis* ( $\Xi$  *Gl. geosporum* y *Gl. verruculosum*), al igual que en este trabajo. En otros sistemas tropicales *Acaulospora* ha sido el género con el mayor aporte de esporas seguido de *Glomus* (Álvarez-Sánchez et al., 2017; Lovelock et al., 2003; Stürmer y Siqueira, 2011).

Hay que recordar que muchas especies antes descritas como *Glomus* han cambiado de género y que esto puede influir en las diferencias en el número de esporas, además, son pocas las especies de *Glomus* reportadas aquí en comparación con trabajos previos (Sánchez-Gallen, 2011; Varela et al., 2008). En particular el género *Claroideoglomus* no había sido reportado anteriormente con la mayor abundancia de esporas en esta región (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Luna, 2009).

*Ambispora*, *Entrophospora*, *Gigaspora* y *Scutellospora* fueron los géneros con el menor aporte de esporas. Klironomos y Hart (2002) mencionan que las especies de *Glomus* y *Acaulospora* colonizan a partir de todos los tipos de propágulos, mientras que especies de *Gigaspora* y *Scutellospora* principalmente por esporas y en un grado limitado por fragmentos de raíz, por lo que dependen casi enteramente de estas estructuras para colonizar, lo que podría explicar su baja frecuencia en el suelo. Por otro lado, Hempel y colaboradores (2007) en pastizales compararon las especies que estaban presentes en las raíces de las plantas, en el suelo y como esporas, y encontraron que la composición de HMA era diferente, encontrando que la proporción de especies de las familias Paraglomeraceae, Gigasporaceae y Archaeosporaceae era mayor en muestras de suelo (como micelio extrarradical); en este sentido, especies que se encuentran poco representadas como esporas muy posiblemente posean mayor biomasa fúngica en el suelo. Se sabe que especies de Gigasporaceae muestran mayor colonización extrarradical que intrarradical

en comparación con Glomeracea y Acaulosporaceae (Hart y Reader, 2002; Maherali y Klironomos, 2007) y que asignan menos recursos a la producción de esporas (Chagnon et al., 2013).

En cuanto a las especies, cuatro aportaron más del 63% de las esporas totales, de las cuales *Claroideoglossum etunicatum* aportó 1595, mientras que otras 24 especies aportaron poco más del 3%; este patrón en el que pocas especies producen la mayoría de las esporas ha sido observado anteriormente en otros estudios en selvas húmedas (Stürmer y Siqueira, 2011; Picone, 2000; Lovelock, 2003).

De las tres especies más abundantes en este trabajo (*Acaulospora kentinensis*, *Claroideoglossum etunicatum* y *Diversispora eburnea*), ninguna había sido reportada anteriormente con los valores más altos de esporas en Los Tuxtlas (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Luna, 2009), particularmente *D. eburnea* no había sido reportada en la región (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Núñez, 2006; Rodríguez-Morelos et al., 2014; Sánchez-Gallen, 2011; Varela et al., 2008). En un trabajo realizado por Trejo-Aguilar y colaboradores (2013) en macetas de propagación con suelo rizosférico procedente de maíz (agroecosistemas en Los Tuxtlas, Veracruz) sometido a 15 ciclos de cultivo, *C. etunicatum* mostró ser una especie dominante, altamente competitiva y con alta capacidad de adaptarse a condiciones extremadamente diferentes en comparación con los sitios originales de muestreo. Además, esta especie ha sido reportada como la más abundante en pastizales (Sun et al., 2013) donde las condiciones ambientales suelen ser muy variables lo cual explicaría su presencia en todos los sitios y a lo largo de todas las etapas de la sucesión.

Cabe señalar que *Glomus tenebrosum* reportada en otros estudios en Los Tuxtlas de manera abundante y frecuente en selva (Luna, 2009; Sánchez-Gallen, 2011) no se encontró en este trabajo.

Por otro lado del total de especies al menos 20 presentaron menos de 20 esporas, de las cuales *Acaulospora delicata*, *A. aff. cavernata*, *A. sp. 4*, *Diversispora trimurales* y *Scutellospora gilmorei* presentaron una o dos esporas y pueden ser por ello consideradas especies raras. *S. gilmorei* ha sido reportada también como poco abundante en otros estudios (Luna, 2009; Márquez, 2015). Las especies raras pueden presentarse en baja frecuencia debido a que pueden encontrarse en el medio de otras formas, como células auxiliares, colonizando las raíces de las plantas o puede que estén siendo inhibidas por otras especies de HMA (Chaudhary et al., 2008; de

Pontes et al., 2017). Estas especies son componentes importantes de los ecosistemas, y a pesar de su escasa abundancia, junto con la riqueza de especies, pueden ser determinantes en el funcionamiento de los mismos (Sun et al., 2013). En comparación con las especies dominantes, las especies raras enfrentan mayores riesgos de extinción ante condiciones desfavorables o estresantes (Sun et al., 2013) por lo que su presencia podría ser indicador de ambientes conservados.

En cuanto a la época del año la abundancia de esporas fue mayor durante secas, debido a que la comunidad de HMA responde ante condiciones de estrés esporulando, de tal forma que durante esta época los HMA se encuentran en forma de estructuras de resistencia. Esto indica que la disminución en la precipitación influye en los patrones de esporulación de las especies de HMA. Lo anterior coincide con lo reportado por Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999) quienes encontraron los valores más altos de abundancia de esporas durante la época seca para la misma región y con Lovelock et al. (2003) en Costa Rica. Esto se corrobora ya que existen diferencias en el contenido hídrico en el suelo entre épocas del año, siendo mayor durante lluvias a pesar de existir una distribución continua de la lluvia en la región de Los Tuxtlas (Acevedo, 2017).

Si se considera que las esporas son estructuras de resistencia (principalmente producidas ante condiciones ambientales desfavorables para garantizar la supervivencia del hongo), se esperaría que la abundancia fuera mayor cuando el ambiente es más seco y menor durante la temporada de lluvias cuando el aumento de humedad en el suelo favorece la germinación de estas estructuras. Se ha reportado que las comunidades de hongos del suelo muestran ser menos abundantes y diversas durante periodos de mayor humedad (Hawkes et al., 2011) y que la disponibilidad excesiva de agua reduce la cantidad de esporas de HMA en el suelo (García et al., 2008).

Ocho especies fueron exclusivas de cada época (Cuadro 9) y otras mostraron diferencias en la esporulación. *Acaulospora kentinensis*, *A. spinosa*, *Diversispora eburnea*, *Funneliformis geosporum*, *F. verruculosum*, *Glomus macrocarpum* y *Paraglomus occultum* esporularon más durante la época seca, mientras que *A. scrobiculata*, *A. sp. 3*, *Claroideoglopus claroideum*, *C. etunicatum*, *Entrophospora infrequens*, *Gl. sp. 1*, *Rhizophagus fasciculatus*, *Sclerocystis sinuosa* y *Septoglopus aff. titan* fueron más abundantes en lluvias. Pringle y Bever (2002) mencionan que las

diferencias estacionales en la abundancia de esporas probablemente reflejan diferencias estacionales en la formación de esporas por parte de las especies.

Por otra parte, el pH tiene efectos sobre la germinación. Puede modificar la estructura de la comunidad de hongos MA nativos (Moreira y Siqueira, 2006), influye en su crecimiento y en el reconocimiento de la planta huésped (Ramos et al., 2008) y algunas especies como *Glomus mosseae*, *Rhizophagus clarus* ( $\equiv$  *Glomus clarum*), *R. fasciculatus* y *Claroideogломus etunicatum* ( $\equiv$  *Gl. etunicatum*) predominan en suelos ligeramente ácidos a neutros y *Paraglomus occultum* lo hace en sitios con elevada acidez (Moreira y Siqueira, 2006). En la zona de estudio durante la época seca se presentaron los valores más bajos de pH (Acevedo, 2017); en este sentido, es posible que las condiciones ligeramente más ácidas del suelo promuevan la esporulación de algunas especies.

Existen otros factores que pueden influir en la abundancia y composición de esporas de HMA en el suelo, tales como: diferencias en las tasas de esporulación, que ciertas especies estén presentes pero en el momento del muestreo no se encuentren esporulando, diferencias en el número de esporas que producen ya que algunas especies producen más esporas que otras (Rosendahl, 2008; Sanders, 2004), los patrones de esporulación pueden variar según la especie fúngica (Goltapeh et al., 2008; Pringle y Bever, 2002), la planta hospedera (Bever et al., 1996) y la edad de la misma (Husband et al., 2002; Rodríguez-Morelos, et al., 2014). Además, influyen factores edáficos (Bever et al., 2001; Landis et al., 2004), fisiológicos (duración de la latencia) y que se presenten las condiciones necesarias para la germinación y la esporulación (Bever et al., 2001; Hart y Reader, 2002).

Aunque la abundancia de esporas de los HMA a menudo no refleja completamente la biomasa fúngica en las raíces y el suelo, es un buen indicador del éxito reproductivo (Sun et al., 2013), además, las fluctuaciones en el número de esporas saludables reflejan períodos previos de actividad fisiológica, y las mayores densidades de esporas probablemente sigan a los períodos pico de actividad (Pringle y Bever, 2002) permitiendo reconocer patrones de distribución, de esporulación y conocer la diversidad de estos hongos.

### 8.3 Diversidad

De acuerdo con las curvas de acumulación de especies y con la estimación de riqueza de especies esperadas es necesario realizar un muestreo más extenso en ambos tipos de vegetación, lo cual está apoyado por otros estudios en selva húmeda en Los Tuxtlas; al comparar las especies encontradas en este estudio con las reportadas por Sánchez-Gallen (2011) únicamente 20 especies se encuentran en ambos trabajos (corresponde al 45.45%), esto corrobora la necesidad de incrementar el número de muestras para encontrar un mayor número de especies. Las curvas de especies raras son también un buen indicador de la representatividad del muestreo (Villareal et al., 2004), para acahual esta curva tiende a descender mientras que para selva tiende a ir en aumento (datos no mostrados) lo cual corrobora lo anterior.

Por otra parte, de las 18 especies que se encontraron de forma exclusiva en sitios de acahual *Acaulospora delicata*, *A. laevis*, *A. rehmii*, *Glomus macrocarpum*, *Rhizophagus clarus* y *Scutellospora gilmorei* han sido reportadas anteriormente en selva (Montaño-Arias et al., 2012; Sánchez-Gallen, 2011) esto indica que son especies presentes en estos sitios. La usencia de esporas de una especie no indica, necesariamente, la ausencia de un hongo en el ecosistema, ya que se puede encontrar de forma no esporulante (Moreira y Siqueira, 2006). También, es posible que en el momento del muestreo no se encontraban esporulando, esto puede deberse a que la presencia y distribución de las especies de HMA pueden estar restringidas por la existencia o no de un hospedero y por factores edáficos que actúan sobre la comunidad vegetal o fúngica (Moreira y Siqueira, 2006).

En índice de Shannon ( $H'$ ) que considera la riqueza y la equitatividad, no mostró diferencias entre sitios de selva y acahual a pesar de presentar estos últimos los valores más altos de riqueza de especies, esto se debe a que la abundancia relativa de especies de HMA es menos uniforme en acahuales que en selva (Zhang et al., 2004) y que las diferencias en las abundancias de las especie dominantes y las menos dominantes son más amplias. Jansa et al. (2002) mencionan que este índice como el de Simpson puede no reflejar adecuadamente la estructura del ecosistema, especialmente si las diferencias en la abundancia entre las diferentes especies son demasiado grandes. A pesar de ello este índice es uno de los más utilizados en estudios de comunidades de HMA por dar mayor peso a las especies raras (Pereira, 2014).

Al comparar los valores obtenidos en este estudio con otros en ecosistemas tropicales observamos que la diversidad es menor con respecto los estudios de Stürmer y Siqueira (2011) y Zhang et al. (2004), quienes reportan valores de 1.96 y 2.67, respetivamente. Lo mismo ocurre para el caso del bosque secundario joven y maduro, con valores de 2.94 y 2.41, respectivamente (Stürmer y Siqueira, 2011). Sin embargo, los valores de riqueza de especies son similares a los reportados en este último trabajo (Cuadro 17). En un estudio en la Selva Lacandona  $H'$  fue de 0.80 (Hernández, 2013) y en Los Tuxtlas este índice mostró valores mayores a 2 (Sánchez-Gallen, 2011). La temporalidad no tuvo efecto sobre la diversidad como también lo fue en el caso de Lovelock et al. (2003).

Cuadro 17. Riqueza de especies por tipo de vegetación en otros estudios en ecosistemas tropicales. Se muestra entre paréntesis la riqueza encontrada en este trabajo.

<b>AUTOR</b>	Hernández (2013)	Stürmer y Siqueira (2011)	Zhang et al. (2004)	Stürmer et al. (2006)	Picone (2000)
<b>TIPO DE VEGETACIÓN</b>	<b>RIQUEZA</b>				
<b>Selva húmeda (26)</b>	23	30	34	–	26
<b>Vegetación secundaria (42)</b>		50 33	–	18	–

#### 8.4 *Riqueza de especies y abundancia de esporas de HMA durante el proceso de sucesión ecológica*

Al caracterizar los sitios por edades de regeneración en cuanto a la riqueza de especies no se presentaron diferencias significativas para la mayoría de ellos; únicamente un acahual joven (18 años) fue significativamente distinto de los sitios de selva; sin embargo, se observa un patrón en el que la riqueza de especies disminuye conforme avanza la sucesión (Fig. 11).

En este estudio los valores más altos de riqueza se presentaron en las primeras etapas de la sucesión; el acahual más joven (5 años) registró más del 70% de las especies totales, y los sitios de edades intermedias (24 y 27 años) registraron más del 54%, por el contrario, los sitios

conservados de selva presentaron los valores más bajos (<39%), esto corrobora lo reportado por Stürmer y Siqueira (2011) quienes encontraron la menor riqueza de HMA en selva, mientras que en sitios de vegetación secundaria joven (< 20 años) y vieja (> 20 años) encontraron más del doble de especies. Esto contrasta con lo mencionado por Janos (1980), quien señala que durante etapas tempranas de la sucesión la riqueza de especies será menor y esta aumentaría hasta alcanzar la mayor riqueza en etapas tardías.

A su vez, Guadarrama et al. (2014) mencionan que durante estadios intermedios y tardíos de la sucesión la baja riqueza de especies de HMA, posiblemente se debe a que durante estas etapas las especies de HMA colonizan al nuevo huésped a través de hifas en lugar de esporas, ya que no son capaces de producir esporas de manera eficiente; esto coincide con lo reportado en la misma zona de estudio por Becerril (2017), quien encontró una menor cantidad de micelio extrarradical en vegetación secundaria joven y en acahuales viejos cantidades iguales o mayores a los sitios conservados de selva.

Por otro lado, Álvarez-Sánchez et al. (2017) reportaron la mayor abundancia de esporas en los sitios con menor desarrollo sucesional (sitios con mayor biomasa vegetal de herbáceas), señalaron que la baja densidad aparente y el alto contenido de materia orgánica en estos sitios promueven un mayor crecimiento del sistema radical de las plantas, lo cual permite el desarrollo de los HMA. Además, en sitios con herbáceas y árboles, la densidad aparente alta, limita el crecimiento de las raíces y del micelio, reflejado en una menor abundancia de esporas. Buscot (2015) menciona que a lo largo de las etapas de la sucesión conforme aumenta la diversidad de plantas, la diversidad de hongos simbiosntes también lo hace, ya que esto permite reunir un mayor número de especies fúngicas (por la distribución diferencial de las raíces, características de las mismas, interacciones planta-planta). No obstante, en etapas de sucesión tardías y en comunidades vegetales maduras los hongos que son compatibles con una amplia variedad de plantas (raíces) serán los que formen la asociación MA con mayor frecuencia y se podría esperar una disminución en la diversidad de micobiontes con el tiempo. Lo anterior se observó en este trabajo.

Contrario a lo que se esperaba los valores más bajos de riqueza de especies no se presentaron en las primeras etapas de la sucesión. Al comparar con datos preliminares de abundancia y riqueza de esporas de HMA en áreas de cultivo y pastizales en la misma zona de

estudio (Franco, en preparación) 20 especies se comparten con las encontradas en sitios de acahual joven (A1 y A2), lo cual confirma que los propágulos de estas especies logran persistir ante condiciones de disturbio. De forma similar Guadarrama et al. (2014) señalan que el cambio de uso de suelo causado por las actividades agrícolas no eliminan necesariamente las fuentes de propágulos de HMA como raíces colonizadas, esporas y micelio viable y que la rápida aparición de malezas y especies pioneras contribuyen al mantenimiento de las comunidades de HMA tras el abandono de las tierras agrícolas.

Con respecto a la abundancia de esporas se presenta un patrón similar al observado en la riqueza de especies. El análisis estadístico no reveló diferencias significativas para la mayoría de los sitios de acuerdo a la edad de regeneración, sin embargo, se observa que la abundancia de esporas en uno de los acahuales jóvenes (A2) fue mayor que en aquel de edad más avanzada (A4) y que los sitios conservados de selva presentaron los valores más bajos, siendo diferente estadísticamente de los anteriores S1 (Fig. 14). La abundancia de esporas en este estudio no está relacionada con la edad de abandono de los sitios lo cual coincide con otros trabajos donde no se encontraron diferencias significativas entre la abundancia de esporas viables y los diferentes estados sucesionales (Guadarrama et al., 2008, 2014; Stürmer et al., 2006). Sin embargo, se observa que el número de esporas disminuye conforme avanza la sucesión. De forma similar a Zangaro et al. (2013) reportaron una disminución en la colonización intrarradical y la abundancia de esporas conforme avanzó la sucesión, observándose los valores más altos los sitios de sucesión temprana con vegetación de pastizal y matorral, intermedios en la vegetación secundaria y los valores más bajos la selva madura.

La abundancia de esporas en el acahual A2 fue 16 veces mayor que en el sitio de selva S1 (la abundancia fue de  $9.7 \pm 2.91$  a  $157.7 \pm 34.06$  esporas en 100 g de suelo seco) como también ocurrió en el caso de Stürmer y Siqueira (2011) y Zangaro y colaboradores (2000) donde la abundancia fue 6.3 y 53 veces mayor, respectivamente, en vegetación secundaria joven en comparación con sitios de selva.

Aunque la mayoría de los sitios presentan microclimas semejantes, A1 y A2 presentaron la temperatura promedio mensual más alta, el menor porcentaje de humedad relativa y el menor contenido hídrico en el suelo, lo cual hace suponer que la vegetación influye de manera importante en el microclima de estos sitios (Acevedo, 2017). La incidencia directa de la radiación solar en el

suelo, la disminución de la humedad del mismo y las fluctuaciones en la temperatura, son condiciones de estrés que promueven la producción de esporas en los acahuales más jóvenes lo cual se corrobora por ser estos los que presentaron los valores más bajos de micelio extrarradical (Becerril, 2017). Así pues, la escasa cobertura vegetal durante las primeras etapas de la sucesión causa cambios ambientales que influyen en las comunidades de HMA.

Otra explicación probable, de las diferencias en el número de esporas entre los acahuales jóvenes y la selva madura, es la eliminación de estas estructuras a través de la descomposición o la depredación, la cual se sabe es mayor en ambientes más húmedos (Picone, 2000). En sitios de selva se han registrado valores altos de mantillo lo cual junto con la cobertura vegetal favorece la conservación de la humedad del suelo (Núñez, 2006). Esto coincide con Santiago (2018) quien reportó mayor contenido de agua en el suelo en selvas respecto a la vegetación secundaria. Además, se sabe que algunos microartrópodos del suelo se alimentan de hifas y esporas de HMA (Klironomos y Moutoglis, 1999); en estos sitios se ha reportado una mayor abundancia de ácaros en comparación con la vegetación secundaria (Barajas-Guzmán, 1996).

Una vez que las selvas son deforestadas y convertidas a otros usos de suelo, la alteración y exposición del suelo, así como cambios en la composición vegetal ocasionan cambios ambientales y biológicos que desencadenan o estimulan la esporulación de los HMA (Stürmer y Siqueira, 2011). A pesar de no contar con datos de vegetación, se observaron diferencias en la composición y en la cobertura vegetal entre la vegetación secundaria más joven con la más vieja y la selva madura; la primera está compuesta principalmente por herbáceas con ciclos de vida cortos; en cambio, los dos últimos presentan múltiples estratos en la vegetación y un dosel cerrado conformado por especies leñosas de mayor tamaño y crecimiento lento.

Después de ser abandonado un terreno la vegetación es dominada por pastos, arbustos y hierbas (<5 años) los cuales son reemplazados por especies de vida corta demandantes de luz “especies pioneras” (Guariguata y Ostertag, 2001). Generalmente, estas plantas con raíces finas y abundantes pelos radiculares muestran alta colonización y esporulación, por el contrario, especies vegetales pertenecientes a los estados más avanzados de la sucesión y que son especies dominantes en los bosques maduros muestran bajos niveles de colonización intrarradical además de menos esporulación en el suelo (Zangaro y Rondina, 2016).

Las especies vegetales pertenecientes a etapas tempranas de la sucesión presentan tasas de crecimiento rápido y por ende una alta demanda de nutrientes lo que favorece una alta afinidad con los HMA (Zangaro y Rondina, 2016). Esto como resultado de la alta disponibilidad de luz que favorece la fotosíntesis y así la asignación de carbono a la relación simbiótica traducida en mayor colonización intraradical, una red más extensa de micelio o mayor producción de esporas. Por el contrario, aquellas presentes en etapas finales muestran crecimiento lento, están en ambientes con menor disponibilidad de luz y poseen tasas fotosintéticas más bajas (Zangaro et al., 2000, 2012), por lo cual destinan menos carbono a raíces y hojas lo que haría de éste un elemento limitado e inhibiría la relación, lo que se reflejaría en una menor cantidad de propágulos en el suelo.

Por otra parte, se sabe que las esporas se forman durante las etapas finales de la asociación mutualista entre la planta y el hongo, e incluso se asocia con la senescencia vegetal en cultivos (Pringle y Bever, 2002). Entonces, pareciera ser que la alta mortalidad de especies herbáceas (Chazdon, 2008) junto con el constante recambio de especies vegetales durante etapas tempranas de la sucesión, favorecen no solo la producción de esporas sino también la relación mutualista con múltiples especies de HMA.

Nuestros datos muestran que no necesariamente existe un recambio de especies a lo largo del proceso sucesional, pero si hay cambios en la importancia de las especies (proporción de la esporulación); es decir las especies dominantes cambian de posición jerárquica en las diferentes etapas. Buscot (2015) menciona que las especies de HMA dominantes son reemplazadas con frecuencia cuando las condiciones ambientales cambian (cambios en la vegetación y/o estacionalidad). Y que esta rotación contribuye a mantener un reservorio muy diverso de propágulos disponibles para asociarse con las raíces de las plantas.

Conforme avanza la sucesión los géneros *Claroideoglossum* y *Funneliformis* adquieren mayor importancia y dominan en etapas intermedias de la sucesión, mientras que *Acaulospora* y *Glomus* muestran mayor abundancia en sitios de vegetación secundaria que en selva madura. Por otra parte, las especies como *A. kentinensis* y *D. eburnea* disminuyen en etapas intermedias y en sitios maduros vuelven a ser especies dominantes (Ver Fig. 28). Varias especies parecen ser más tolerantes a la perturbación y/o ser colonizadores más rápidos de nuevos hábitats (Brundrett y Ashwath, 2013); por ejemplo, Chagnon et al. (2013) propusieron una clasificación de estrategias de vida para los HMA y consideraron a la familia Glomeraceae como ruderal, que puede persistir ante

condiciones de disturbio como la ruptura física de la estructura del suelo y la muerte repentina del huésped, mientras que Acaulosporaceae la consideraron con estrategia de vida tolerante al estrés que persiste ante condiciones ambientales adversas como baja fertilidad y suelos ácidos. Especies de estos géneros son resistentes a alteraciones del ecosistema.

En particular *Claroideoglossum etunicatum* es una especie abundante en etapas tempranas, la cual también lo fue en pastizales para la época lluviosa (Franco, en preparación), lo cual tiene sentido si consideramos que estos sitios fueron utilizados previamente como pastizales. Además, la mayor abundancia de esta especie se presentó en A2, lo cual coincide con lo reportado por Sun et al. (2013) quienes mencionan que a medida que la abundancia de *C. etunicatum* aumentaba en relación con la de *Am. gerdemannii*, el porcentaje de cobertura de pasto disminuyó significativamente, mientras que las hierbas aumentaron. Aunque no se tienen datos de vegetación se observó en este sitio mayor cobertura de especies herbáceas.

Estos cambios en las especies dominantes pueden ser reflejo de cambios en la composición vegetal a lo largo del proceso sucesional.



Figura 28. Dinámica de la comunidad de HMA durante el proceso de sucesión en la selva húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz. El ancho de las barras indica la abundancia relativa de esporas.

### 8.5 *Relación entre las propiedades físico-químicas del suelo y los componentes biológicos de los HMA*

En este trabajo para la época seca la riqueza de especies mostró correlación significativa con el pH. Con el resto de las propiedades físico-químicas del suelo no se encontraron correlaciones significativas con la riqueza de especies ni la abundancia de esporas. Oehl et al. (2010) sugieren que el pH del suelo es el parámetro que más influye en la composición de especies de HMA, encontraron que tiene una relación negativa con la riqueza de especies a nivel de género en sitios de cultivo y pastizal, donde el pH tenía valores de 5.3 a 7.8, mientras que Johnson et al. (1991) en sitios de bosque templado en proceso de sucesión reportaron una relación positiva con la infectividad de HMA pero no así con la abundancia de esporas. El pH del suelo afecta la disponibilidad de nutrientes y el funcionamiento de las plantas, por lo que tiene un efecto indirecto sobre la estructura de la comunidad de HMA (Chaudhary et al., 2008). Sin embargo, la respuesta de la MA al pH del suelo parece depender principalmente de las especies de hongos que la formen (Entry et al., 2002), muchas de las cuales se desarrollan en rangos muy amplios de pH (Chaudhary et al., 2008). Lo anterior explicaría que este factor no influya de manera fuerte en la abundancia de esporas en este trabajo donde el pH tuvo valores de 5.2 a 6.5.

Por otra parte, Oehl et al. (2010) no encontraron una relación entre el contenido de carbono orgánico y la disponibilidad de P con la abundancia de esporas ni la riqueza de HMA. Como tampoco Márquez (2015) en una selva estacional encontró una relación lineal entre la distribución de las especies de HMA con las propiedades físico-químicas del suelo.

Los resultados del ACP muestran que, las variables que más contribuyeron a explicar el ordenamiento de los sitios en la producción de esporas fueron aquellas que afectan el desarrollo de la MA (Ct y Nt) y la textura del suelo. Dependiendo de la época del año se observa que la importancia de las propiedades físico-químicas del suelo cambia. En la época seca además de las variables antes mencionadas el P y los nitratos explicaron esta variación, mientras que en lluvias fue el amonio. Esto coincide con lo reportado en la misma región, donde la concentración de P, Nt, la textura del suelo, el pH y el contenido de MO fueron las variables edáficas que determinaron la distribución de las especies de HMA (Sánchez-Gallen, 2011), así como con Márquez (2015) quien

en la época lluviosa reporta al  $\text{NH}_4^+$  como la única variable que influyó en la distribución y en secas el P y los  $\text{NO}_3^-$ , principalmente.

En la época seca se encontró la mayor concentración de  $\text{NO}_3^-$  en el suelo de ambos tipos de vegetación y de  $\text{NH}_4^+$  en el caso de los acahuales (Acevedo, 2017). Se sabe que el alto contenido de agua en el suelo incrementa la disponibilidad de nutrientes puesto que se encuentran en solución y permite que puedan ser aprovechados por los organismos. Es posible que ante condiciones de menor humedad las plantas inviertan en la asociación mutualista, ya que los HMA son capaces de absorber otras formas de nitrógeno orgánico como  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  el cual pueden transferir a la planta huésped. Se ha reportado que el número de especies de HMA incrementa significativamente en suelos con mayor contenido de N (Landis et al., 2004). La alta disponibilidad de N aumenta la capacidad fotosintética de la planta que a su vez permite cubrir la demanda de C por parte del hongo (Johnson, 2010) para la producción de estructuras de resistencia como de estructuras de colonización.

Todos los sitios presentaron un contenido bajo de P y valores medios de Nt, no obstante, los acahuales presentaron los valores más altos de este último (Acevedo, 2017). Johnson (2010) propuso un modelo en el cual explica que la función de la micorriza arbuscular depende de la estequiometría del N y P y de la asimilación del C. Menciona que la alta disponibilidad de N cuando el P es limitado, favorece el intercambio de C por P y el suministro de C no se encuentra limitado por la deficiencia de N, permitiendo que se establezca una relación mutualista más fuerte. De ahí que en los sitios de estudio se vea favorecida la relación mutualista con los HMA y que en sitios de acahual se presente alta producción de esporas favorecida por la alta asignación de C por parte de las plantas hacia el hongo. Esto demuestra que la estequiometría es un factor determinante en el comportamiento de la comunidad de HMA (Johnson, 2010).

En cuanto a la textura del suelo se ha reportado que el número de especies de HMA incrementa significativamente en suelos con alto contenido de arcilla y limo y disminuye en suelos con mayor contenido de arena (Landis et al., 2004). El análisis multivariado mostró que la textura del suelo explica de forma importante la distribución de los datos. En la época seca se observó que aquellos sitios con niveles altos de arcilla con respecto a limo y arena coinciden con los sitios con los valores más altos de abundancia de esporas y que corresponden también a los sitios con mayor riqueza de especies (A1, A2 y A3).

Al igual que lo reportado por Becerril (2017) para la longitud de micelio y la colonización intrarradical, en la época lluviosa se observa que A5 y S1 quedan separados del resto de los sitios en el ACP. En el caso de A5 es el sitio más alejado del resto; el paisaje circundante a diferencia de los demás acahuales está dominado por áreas de cultivo y pastizales lo cual repercute en las fuentes de propágulos. Ello puede ser reflejo de las diferencias que existen en el funcionamiento de la comunidad de HMA respecto a los otros sitios. Por otro lado, S1 fue el sitio que presentó los valores más bajos de riqueza de especies y abundancia de esporas. Cabe resaltar que este sitio es el más utilizado en trabajos de investigación por su cercanía a la Estación Biológica. Estos sitios presentaron los valores más altos de pH (6.5 y 6.25, respectivamente), Ct (8.9% y 9.8%), Nt (0.59 y 0.51) y  $\text{NH}_4^+$  (50.3 y 42.44) en comparación a los otros sitios; y de  $\text{NO}_3^-$  (21.61) en el caso de S1 (Acevedo, 2017). A pesar de presentar características edáficas similares, S1 presentó valores bajos de abundancia de esporas, mientras que A5 presentó valores altos; esto puede indicar que la vegetación presente en cada sitio, así como las características del hábitat influyen en la esporulación de los HMA (Zangaro et al., 2013). En la época seca se observa un patrón similar, siendo nuevamente el A5 el sitio que se separa del resto por presentar los valores más altos de Ct, Nt, P y nitratos.

En cuanto a las variables (estructuras) de los HMA no se forman agrupaciones de datos. Sin embargo, en secas se observa que existe una separación de algunos sitios de acahual de sitios de selva dados por diferencias en la riqueza, la abundancia de esporas y la colonización intrarradical. Esta separación podría estar influenciada por la temporalidad y la fenología vegetal. Zangaro et al. (2014) reportaron que durante la estación más fría la biomasa de raíces finas, así como la frecuencia y longitud de los pelos radicales, se redujeron notablemente; lo cual coincide con el periodo de menor demanda metabólica por parte de las plantas y las mayores concentraciones de algunos nutrientes en los tejidos de la raíz. Esto sugiere una menor demanda de nutrientes, los cuales están disponibles para usarse durante la temporada cálida, cuando las plantas invierten más en la formación de nuevos tejidos en raíces y brotes. En este sentido, durante la época seca se ve favorecido el desarrollo de los HMA, por otro lado, ya que el contenido de agua en el suelo influye en la disponibilidad de nutrientes existe mayor presión en términos de la disponibilidad de recursos; además de mayor restricción ambiental provocando también mayor producción de esporas.

Sin embargo, Zangaro et al. (2013) sugieren que los niveles más altos de colonización intrarradical y abundancia de esporas de HMA están más asociadas con las primeras fases de la sucesión, independientemente del nivel de fertilidad del suelo; esto como resultado del efecto diferencial que las especies vegetales pueden tener sobre estos hongos. Esta asociación podría estar más relacionada con los atributos de historia de vida de las plantas y su contenido de nutrientes en las raíces finas que con la fertilidad natural del suelo (Chagnon et al., 2013).

No se observó un agrupamiento definido de los sitios de acuerdo a un gradiente sucesional, en función de la abundancia y riqueza de especies. Esto debido a que los sitios de selva y de vegetación secundaria presentan características edáficas (físicas y químicas) semejantes (Acevedo, 2017). Esto demuestra que las diferencias encontradas en la abundancia de esporas de HMA entre sitios no estuvieron determinadas únicamente por las propiedades del suelo ni por la temporalidad, sino que se involucran otros factores como la composición vegetal y propiedades intrínsecas a las especies de HMA. En este sentido, Sánchez-Gallen (2011) sugiere que cada especie fúngica es capaz de hacer uso de una combinación de variables bióticas y abióticas muy definida pero con intervalos amplios, que les permiten persistir ante cambios ambientales drásticos.

## **9 CONCLUSIONES**

De acuerdo a lo planteado, la estacionalidad tuvo un efecto directo sobre la riqueza de especies, la abundancia de esporas y la diversidad de HMA, presentándose los valores más altos durante la época seca, además de influir en la composición de la comunidad de estos hongos.

La abundancia de esporas y riqueza de especies de HMA en este estudio no está relacionada con la edad de abandono de los sitios. Sin embargo, estas variables disminuyen conforme avanza la sucesión, presentándose los valores más altos en los acahuales más jóvenes y los valores más bajos en los sitios de selva.

Contrario a lo esperado, los sitios con menor edad de abandono presentaron los valores más altos de riqueza de especies de HMA y los sitios de selva presentaron los valores más bajos. Sin embargo, los valores del índice de Shannon-Wiener fueron similares.

Las propiedades físico-químicas del suelo no permiten explicar la distribución de los HMA. No obstante, las variables que más contribuyeron a explicar el ordenamiento de los sitios en la producción de esporas fueron aquellas que afectan el desarrollo de la MA (Ct y Nt) y la textura del suelo. Es posible que la variación en la abundancia de esporas de los HMA esté más relacionada con la composición florística a lo largo del proceso sucesional, la fenología de las plantas, las características ambientales de cada sitio y las características propias de cada especie de HMA que con la edad de abandono.

El proceso de sucesión induce en general un aumento en la riqueza de especies de HMA durante las primeras etapas, al parecer por una mayor dependencia a los HMA de las plantas en los acahuals.

Los sitios de selva como de vegetación secundaria representan un reservorio importante de especies de HMA, con uso potencial para la restauración ecológica.

## 10 LITERATURA CITADA

- Acevedo, R. I. R. (2017). *Cambio de uso de suelo en la selva húmeda de Los Tuxtlas y su efecto en el microclima y propiedades físico-químicas del suelo*. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México, México.
- Álvarez-Sánchez, J., Johnson, N. C., Antoninka, A., Chaudhary, V. B., Lau, M. K., Owen, S. M., Sánchez-Gallen, I., Guadarrama, P., Castillo, S. (2012) Large-scale diversity patterns in spore communities of arbuscular mycorrhizal fungi. En: M. C. Pagano (Ed.), *Mycorrhiza: Occurrence and role in natural and restored environments* (pp. 33-50) New York: Nova Science Publishers, Hauppauge.
- Álvarez-Sánchez, J., Sánchez-Gallen, I., Hernández, C. L., Hernández-Oro, L. y Meli, P. (2017). Diversidad, abundancia y variación estacional en la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en la selva Lacandona, Chiapas, México. *Scientia Fungorum* 45: 37-51.
- Andrade, S. A. L., Abreu, C. A., de Abreu, M. F. y Silveira, A. P. D. (2004). Influence of lead addition on arbuscular mycorrhiza and Rhizobium symbioses under soybean plants. *Applied Soil Ecology* 26: 123-131.
- Arroyo-Rodríguez, V. y Mandujano, S. (2006). The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15:4159–4179.
- Asmelash, F., Bekele, T. y Birhane, E. (2016). The potential role of arbuscular mycorrhizal fungi in the restoration of degraded lands. *Frontiers in Microbiology* 7:1095.
- Baleón, S. M. A. (2017). *Los ácidos grasos como indicadores de la actividad de la microbiota en suelos derivados de una selva húmeda tropical, Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Tesis de licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México, México.
- Balvanera P. (2012). Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Ecosistemas* 21: 136–147.
- Barajas-Guzmán M. G. (1996), *La influencia de la meso y macrofauna en la descomposición de la fracción foliar de la hojarasca de especies arbóreas en una selva húmeda tropical*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, D.F., México.
- Barrer, E. S. (2009). El uso de hongos micorrizicos arbusculares como una alternativa para la agricultura. *Facultad de Ciencias Agropecuarias* 7(1):123-132.
- Becerril, P. A. A. (2017). *Análisis de la producción de micelio extrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares durante la sucesión en una selva de Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México, México.
- Bedini, S., Pellegrino, E., Avio, L., Pellegrini, S., Bazzoffi, P., Argese, E. y Giovannetti, M. (2009). Changes in soil aggregation and glomalina-related soil protein content as affected by the arbuscular mycorrhizal fungal species *Glomus mosseae* and *Glomus intraradices*. *Soil Biology Biochemistry* 41:1491–1496
- Beena, K. R., Raviraia, N. S. y Sridhar, K. R. (2000). Seasonal variations of arbuscular mycorrhizal fungal association with *Ipomoea pescaprae* of coastal sand dunes, Southern India. *Environmental Biology* 21(4):341-347.
- Bever, J. D., Morton, J. B., Antonovics, J. y Schultz, P. A. (1996). Host-dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. *Journal of Ecology* 84: 71–82.
- Bever, J. D., Schultz, P. A., Pringle, A. Y Morton, J. B. (2001). Arbuscular Mycorrhizal Fungi: More Diverse than Meets the Eye, and the Ecological Tale of Why. *BioScience* 51(11): 923–931.
- Bongers F., Popma, J., Meave Del Castillo, J. y Carabias, J. (1988). Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* 74: 55-80.
- Brown, S. y Lugo, A. E. (1990). Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- Brundrett M. (1991). Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* 21:171–213.
- Brundrett, M. C. y Ashwath, N. (2013). Glomeromycotan mycorrhizal fungi from tropical Australia III. Measuring diversity in natural and disturbed habitats. *Plant and Soil* 370:419–433.

- Brundrett, M., Bougher, N., Dell, B., Grove, T. y Malajczuk, N. (1996). *Working with mycorrhizas in forestry and agriculture*. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, Australia.
- Bücking, H., Mensah, J. A. y Fellbaum, C. R. (2016). Common mycorrhizal networks and their effect on the bargaining power of the fungal partner in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Communicative & Integrative Biology* 9:e1107684.
- Buscot, F. (2015). Implication of evolution and diversity in arbuscular and ectomycorrhizal symbioses. *Journal of Plant Physiology* 172: 55–61.
- Campos, C. A. (2004). El suelo. En: S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra*. (pp. 181- 192). Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea.
- Carney, K. y Matson, P. (2005). Plant communities, soil microorganisms, and soil carbon cycling: does altering the world belowground matter to ecosystem functioning? *Ecosystems* 8(8):928–940.
- Castillo-Campos, G. y Laborde, D. J. (2004). La vegetación. En: S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra*. (pp. 231- 265). Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea.
- Castillo-Campos, G., Medina, A. Ma. E., Dávila, A. P. D. y Zavala, H. J. A. (2005). Contribución al conocimiento del endemismo de la flora vascular en Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* 73: 19–57.
- Chagnon, P. L., Bradley, R. L., Maherali, H. y Klironomos, J. N. (2013). A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science* 18(9):484-491.
- Challenger, A., y Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. En: J. Soberón, G. Halffter y J. Llorente-Bousquets (Comp.), *Capital natural de México*, vol. 1: Conocimiento actual de la biodiversidad. (pp.87-108). México: CONABIO.
- Chaudhary, V. B., Lau, M. K., Johnson, N. C. (2008). Macroecology of microbes – biogeography of the Glomeromycota. En: A. Varma (Ed.), *Mycorrhiza* (pp. 529-562). Berlín, Germany: Springer.
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 51–71.
- Chazdon, R. L. (2008). Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. En: W. P. Carson y S. A. Schnitzer (Eds.), *Tropical forest community ecology* (pp. 384-408). India: JohnWiley & Sons Ltd, Publication.
- Chazdon, R. L. (2014). *Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. Chicago: University of Chicago Press.
- Chimal-Sánchez, E., García-Sánchez, R. y Hernández-Cuevas, L. V. (2016). Nuevos registros de hongos micorrizógenos arbusculares para México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 242-247.
- Chimal-Sánchez, E., Montaña, N. M., Camargo-Ricalde, S. L., García-Sánchez, R. y Hernández-Cuevas, L. V. (2015). Gran riqueza de hongos micorrizógenos arbusculares en el Valle del Mezquital, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Micología* 41:15-26.
- Clapp, J. P., Young, J. P. W., Merryweather, J. W. y Fitter, A. H. (1995). Diversity of fungal symbionts in arbuscular mycorrhizas from a natural community. *New Phytologist* 130: 259–265.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 9.0. User's Guide and application. En: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- CONANP/ DRPCGM. (2011). “*Actualización de la tasa de cambio del uso del suelo en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas*”, Informe final. México: Proyecto Sierra de Santa Marta, A. C.
- CONANP/SEMARNAT. (2006). *Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas*. México: Autor.
- Corlett, R.T. (1995). Tropical secondary forests. *Progress in Physical Geography* 19(2): 159-172.
- Cuenca, G. (2015). *Las micorrizas arbusculares: aspectos teóricos y aplicados*. Caracas, Venezuela: Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC).
- Cuevas, V. I. (2016). *Caracterización de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares y su relación con la vegetación en un mosaico forestal del trópico seco de Veracruz. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, UNAM, D.F., México.*

- Dandan, Z. y Zhiwei, Z. (2007). Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the hot-dry valley of the Jinsha River, southwest China. *Applied Soil Ecology* 37: 118-128.
- Das, A. y Varma, A. (2009). Symbiosis: the art of living. En: A. Varma, y A. C. Kharkwal (Eds), *Symbiotic Fungi Principles and Practice*. Soil Biology, Springer-Verlag 18:1-28.
- de Pontes, J. S., Oehl, F., Pereira, C. D., de Toledo Machado, C. T., Coyne, D., da Silva, D. K. A. y Maia L. C. (2017). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the Brazilian's Cerrado and in soybean under conservation and conventional tillage. *Applied Soil Ecology* 117-118: 178-189.
- del Moral, R., Walker, L. R. y Bakker, J. P. (2007). Insights gained from succession for the restoration of landscape structure and function. En: L. R. Walker, J. Walker y R. J. Hobbs (Eds), *Linking restoration and ecological succession* (pp. 19-44). EUA: Springer Science+Business Media, LLC.
- Dickie, I. A., Martínez-García, L. B., Koele, N., Grelet, G. A., Tylianakis, J. M., Peltzer, D. A., Richardson, S. J. (2013). Mycorrhizas and mycorrhizal fungal communities throughout ecosystem development. *Plant and Soil* 367: 11-39.
- Dirzo, R. y García, M. C. (1992). Rates of deforestation in Los Tuxtlas, Neotropical area in Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* 6:84-90.
- Entry, J. A., Rygielwicz, P.T., Watrud, L. S. y Donnelly, P. K. (2002). Influence of adverse soil conditions on the formation and function of Arbuscular mycorrhizas. *Advances in Environmental Research* 7: 123-138.
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. 1996. Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology* 17: 759-783.
- Flores-Delgadillo, L., Sommer-Cervantes, I., Alcalá-Martínez, J. y Álvarez-Sánchez, J. (1999). Estudio morfofenológico de algunos suelos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 16: 81-88.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T. Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., y Snyder, P. K. (2005). *Global consequences of land use*. *Science* 309 (5734): 570-574.
- Fragoso, C., Coria, L. y Camarena, L. (2009). An update of the earthworm fauna of Los Tuxtlas, Ver. And adjacent regions: Are native species in the risk of extinction? En: I. Barois, E. J. Huising, P. Okoth, D. Trejo y M. de los Santos (Eds.), *Below-Ground, Biodiversity in Sierra Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico* (pp. 219-228). México: Instituto de Ecología, A.C.
- Franco-Navarro, F. (2009). Effect of four land use intensities on soil nematodes. En: I. Barois, E. J. Huising, P. Okoth, D. Trejo y M. de los Santos (Eds.), *Below-Ground, Biodiversity in Sierra Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico* (pp. 113-132). México: Instituto de Ecología, A.C.
- García, E. (2004). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen* (5a ed.). México: Instituto de Geografía, UNAM.
- García, I., Mendoza, R. y Pomar, M. C. (2008). Deficit and excess of soil water impact on plant growth of *Lotus tenuis* by affecting nutrient uptake and arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Soil* 304: 117-131.
- García, J. A., Barois, M. S., Rojas, P., Fragoso, C., Morón, M. A., Bueno-Villegas, J. y Sormani, C. (2009). Land use and diversity of the soil macrofauna in Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, México. En: I. Barois, E. J. Huising, P. Okoth, D. Trejo y M. de los Santos (Eds.), *Below-Ground, Biodiversity in Sierra Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico* (pp. 135-190). México: Instituto de Ecología, A.C.
- Geist, H.J. y Lambin, E. (2002). Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *BioScience* 52 (2): 143-149.
- Gianinazzi, S., Gollotte, A., Marie-Noëlle, B., van Tuinen, D., Redecker, D. y Wipf, D. (2010). Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza* 20(8): 519-530.
- Giovannetti, M. (2000). Spore germination and presymbiotic mycelial growth. En: Y. Kapulnik, y D. D. Douds (Eds.), *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function* (pp. 47-68). Holanda: Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- Giovannetti, M. (2008). Structure, extent and functional significance of belowground arbuscular mycorrhizal networks. En: A. Varma (Ed.), *Mycorrhiza: State of the Art, Genetics and Molecular Biology, Eco-Function, Biotechnology, Eco-Physiology, Structure and Systematics* (3a. ed., pp. 59-72). Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- Giovannetti, M., Avio, L. y Sbrana, C. (2010). Fungal Spore Germination and Pre-symbiotic Mycelial Growth – Physiological and Genetic Aspects. En: H. Koltai y Y. Kapulnik (Eds.), *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function* (pp.3-32). Londres: Springer Science+Business Media B.V.
- Goltapeh, E. M., Danesh, Y. R., Prasad, R. y Varma, A. (2008). Mycorrhizal fungi: what we know and what should we know. En: A. Varma (Ed.), *Mycorrhiza: Genetics and Molecular Biology, Eco-Function, Biotechnology, Eco-Physiology, Structure and Systematics* (3a. ed., pp. 3-28). Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- González, C. Ma. C. (2011). ¿Por qué es relevante conocer y conservar la biodiversidad de los hongos arbusculares? Trabajo presentado en el Seminario DAAD-Alumni: Biodiversity its conservation common strategies in Germany-Latinoamerica-Mexico, Mayo 20, 21 de 2011, Chapala y Manantlán, Jalisco.
- Guadarrama, P. y Álvarez-Sánchez, J. (1999). Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, México. *Mycorrhiza* 8: 267-270.
- Guadarrama, P., Castillo, S., Ramos-Zapata, J. A., Hernández-Cuevas, L. V. y Camargo-Ricalde, S. L. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungal communities in changing environments: The effects of seasonality and anthropogenic disturbance in a seasonal dry forest. *Pedobiologia* 57: 87–95.
- Guadarrama, P., Castillo-Argüero, S., Ramos-Zapata, J. A., Camargo-Ricalde, S. y Álvarez-Sánchez, J. (2008). Propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in a secondary dry forest of Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Biology* 56: 269-277.
- Guadarrama-Chavez. P., Camargo-Ricalde, S. L., Hernández-Cuevas, L., Castillo-Argüero, S. (2007). Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81:131-137.
- Guariguata, M. y Ostertag, R. (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185–206.
- Guevara, S. (2010). *Los Tuxtlas: tierra mítica*. México: Instituto de Ecología A.C.
- Guevara, S., Laborde, J. y Sánchez-Ríos, G. (1999). *La Reserva de Biosfera Los Tuxtlas. Programa de cooperación Sur-Sur sobre desarrollo socioeconómico ambientalmente adecuado en los trópicos húmedos*. Documento de trabajo No. 29. Paris, Francia: UNESCO (Programa de Cooperación Sur-Sur).
- Guevara, S., Laborde, J. y Sánchez-Ríos, G. (2004a). La fragmentación. En: S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra* (pp. 111-134). Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea.
- Guevara, S., Laborde, J. y Sánchez-Ríos, G. (2005). Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia* 30(10): 595–601.
- Guevara, S., Sánchez-Ríos, G. y Landgrave, R. (2004b). La deforestación. En: S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra* (pp. 85-109). Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea.
- Harinikumar, K. M. y Bagyaraj, D. J. (1994). Potential of earthworms, ants, millipedes, and termites for dissemination of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Biology and Fertility of Soils* 18:115-118.
- Hart, M. M. y Reader, R. J. (2002). Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 153:335–344.
- Hawkes, C. V., Kivlin, S. N., Rocca, J. D., Huguét, V., Thomsen, M. A. y Suttle, K. B. (2011). Fungal community responses to precipitation. *Global Change Biology* 17: 1637–1645.
- Hempel, S., Renker, C. y Buscot, F. (2007). Differences in the species composition of arbuscular mycorrhizal fungi in spore, root and soil communities in a grassland ecosystem. *Environmental Microbiology* 9(8): 1930–1938.

- Hernández, O. L. (2013). *Diversidad y abundancia de hongos micorrizógenos arbusculares en la Selva Lacandona, Chiapas, México*. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, D.F., México.
- Hoeksema, J. D., Chaudhary, V. B., Gehring, C. A., Johnson, N. C., Karst, J., Koide, R. T., Pringle, A., Zabinski, C., Bever, J. D., Moore, J. C., Wilson, G. W. T., Klironomos, J. N. y Umbanhowar, J. (2010). A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology Letters* 13:394–407.
- Holl, K. D. (2007). Old Field Vegetation Succession in the Neotropics. En: V. A. Cramer y R. J. Hobbs (Eds.), *Old Fields. Dynamics and Restoration of Abandoned Farmland* (pp. 93-118). EUA: Society for Ecological Restoration International, Island Press.
- Husband, R., Herre, E. A. y Young, J. P. W. (2002). Temporal variation in the arbuscular mycorrhizal communities colonising seedlings in a tropical forest. *FEMS Microbiology Ecology* 42:131-136.
- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca, C. S. (1995). Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 43(1-3): 75-115.
- IFA/ FAO. (2002). Los fertilizantes y su uso. (4a ed.). Recuperado de: <http://www.fao.org/3/a-x4781s.pdf>
- ITTO (2002) *ITTO Guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests*. ITTO Policy Development Series No.13.
- Janos, D. (1980). Mycorrhizal influence in tropical succession. *Biotropica* 12(2): 56-64.
- Janos, D. P., Sahley, C. T. y Emmons L. H. (1995). Rodent Dispersal of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Amazonian Peru. *Ecology* 76(6): 1852–1858.
- Jansa, J., Mozafar, A., Kuhn, G., Anken, T., Ruh, R., Sanders, I. R. y Frossard, E. (2003). Soil tillage affects the community structures of mycorrhizal fungi in maize roots. *Ecological Applications* 13: 1164–1176.
- Johnson, N. C. (2010). Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist* 185:631–647.
- Johnson, N. C., Zak, D. R., Tilman, D. y Pflieger, F. L. (1991). Dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizae during old field succession. *Oecologia* 86(3):349-358.
- Kapoor, R. y Mukerji, K. G. (2006). Rhizosphere Microbial Community Dynamics. En: K. G. Mukerji, C. Manoharachary y J. Singh (Eds.), *Microbial Activity in the Rhizosphere*. Soil Biology, Springer-Verlag 7: 55–69.
- Klironomos, J. N. y Hart, M. M. (2002). Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza* 12:(4)181–184.
- Klironomos, J. N. y Moutoglis, P. (1999). Colonization of nonmycorrhizal plants by mycorrhizal neighbours as influenced by the collembolan, *Folsomia candida*. *Biology and Fertility of Soils* 29:(3) 277-281.
- Landis, F. C., Gargas, A. y Givnish, R. J. (2004). Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytologist* 164: 493–504.
- Lekberg, Y., Koide, R. T., Rohr, J. R., Aldrich-Wolfe, L. y Morton, J. B. (2007). Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology* 95: 95–105.
- López-Gómez, A. M. y Williams-Linera, G. (2006). Evaluación de métodos no paramétricos para la estimación de riqueza de especies de plantas leñosas en cafetales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78: 7-15.
- Lovelock, C. E., Anderson, K. y Morton, J. B. (2003). Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment. *Oecologia* 135: 268-279.
- Lovera, M. y Cuenca, G. (2007). Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) y potencial micorrízico del suelo de una sabana natural y una sabana perturbada de la gran sabana, Venezuela. *Interciencia* 32(2): 108–114.
- Luna, W. (2009). *Estructura y potencial de inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares en fragmentos de diferentes tamaños de selva alta perennifolia*. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM, D.F., México.
- Maherali, H. y Klironomos, J. N. (2007). Influence of Phylogeny on Fungal Community Assembly and Ecosystem Functioning. *Science* 316: 1746-1748.

- Mangan S. A. y Adler, G. H. (1999). Consumption of arbuscular mycorrhizal fungi by spiny rats (*Proechimys semispinosus*) in eight isolated populations. *Journal of Tropical Ecology* 15: 779–790.
- Mangan, S. A. y Adler, G. H. (2002) Seasonal dispersal of arbuscular mycorrhizal fungi by spiny rats in a neotropical forest. *Oecologia* 131(4): 587-597.
- Mangan, S. A., Eom, A. H., Adler, G. H., Yavitt, J. B. y Herre, E. A. (2004). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi across a fragmented forest in Panama: insular spore communities differ from mainland communities. *Oecologia* 141: 687–700.
- Manoharachary C. y Mukerji, K. G. (2006). *Rhizosphere Biology – an Overview*. En: Mukerji K.G., C. Manoharachary y J. Singh (Eds.), *Microbial Activity in the Rhizosphere*. Soil Biology, Springer-Verlag 7:1–15.
- Márquez, H. A. C. (2015). *Análisis de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en el Morro de la Mancha, Veracruz, México*. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, D.F., México.
- Martínez-Ramos, M. (1994). Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224.
- Martínez-Ramos, M. y García-Orth, X. (2007). Sucesión ecológica y restauración: el caso de selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80 (supl.): 69-84.
- Mendonça-Santos, M. L., dos Santos, H. G., Coelho, M. R., Bernardi, A. C. C., Machado, P. L. O. A., Manzatto, C. V. y Fidalgo, E. C. C. (2006) Soil and land use in the Brazilian Amazon. En: F. M. S. Moreira, J. O. Siqueira y L. Brussaard (Eds), *Soil biodiversity in Amazonian and other Brazilian ecosystems* (pp. 13–42). Reino Unido: CAB International, Oxfordshire.
- Miller, R. M. Jastrow, y J. D. (2000) Mycorrhizal fungi influence soil structure. En: Y. Kapulnik y D. D. Douds (Eds.), *Arbuscular Mycorrhizae: Molecular Biology and Physiology* (pp. 3-18). Holanda:Kluwer Academic Publishers.
- Miranda, F. y Hernández, E. X. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29–179.
- Miransari, M. (2016). Stress and Mycorrhizal Plant. En: M. C. Pagano (Ed.), *Recent Advances on Mycorrhizal Fungi, Fungal Biology* (pp. 63-79). Suiza: International Publishing.
- Montaño-Arias, M., Alarcón, A., Camargo-Ricalde, S. L., Hernández-Cuevas, L., Álvarez-Sánchez, J., González-Chávez, C., Gavito, M., Sánchez-Gallen, I., Ramos-Zapata, J., Guadarrama, P., Maldonado-Mendoza, I., Castillo, S., García-Sánchez, R., Trejo, D. y Ferrera-Cerrato, R. (2012). The research on arbuscular mycorrhizal fungi in Mexico: An historical synthesis and future perspectives. *Symbiosis* 57: 111-126.
- Moreira, F. M. S. y Siqueira, J. O. (2006). Capítulo 10: Micorrizas. En: F. M. S. Moreira y J. O. Siqueira, (Eds.), *Microbiología e Bioquímica do Solo* (2a. ed., pp. 543-661). Lavras: UFLA.
- Núñez, O. (2006). *Efecto de borde en una selva húmeda tropical: implicaciones en las comunidades de hongos micorrizógenos arbusculares*. Tesis de maestría en Ciencias (Biología ambiental). Facultad de Ciencias, UNAM, D.F., México.
- O'Neill, E. G., O'Neill, R. V., Norby, R. J. (1991) Hierarchy theory as a guide to mycorrhizal research on large-scale problems. *Environ Poll* 73: 271–284.
- Oehl, F., Laczko, E., Bogenrieder, A., Stahr, K, Bosch, R., van der Heijden, M. y Sieverding, E. (2010). Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology & Biochemistry* 42: 724–738.
- Oehl, F., Sieverding, E., Ineichen, K., Mäder, P., Boller, T. y Wiemken, A. (2003). Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Appl. Environ. Microbiology* 69:2816–2824.
- Öpik, M., Saks, U., Kennedy, J. y Daniell, T. (2008). Global diversity patterns of arbuscular mycorrhizal fungi—community composition and links with functionality. En: A. Varma (Ed.), *Mycorrhiza: Genetics and Molecular Biology, Eco-Function, Biotechnology, Eco-Physiology, Structure and Systematics* (3a. ed., pp. 89–111). Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- Pennington, T. D., y Sarukhán, J. (2005). *Árboles tropicales de México*. Manual para la identificación de las principales especies (3a ed.). México: UNAM-FCE.

- Pereira, C. M. R., da Silva, D. K. A., de Almeida-Ferreira, A. C., Goto, B. T. y Maia, L. C. (2014). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Atlantic forest areas under different land uses. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 185: 245–252.
- Philippot, L., Raaijmakers, J. M., Lemanceau, P. y van der Putten, W. H., (2013). Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere. *Nature Reviews. Microbiology* 11: 789–799.
- Picone, C. (2000). Diversity and abundance of arbuscular mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32(4): 734-750.
- Porrás-Soriano, A., Soriano-Martin, M. L., Porrás-Piedra, A. y Azcon, R. (2009). Arbuscular mycorrhizal fungi increased growth, nutrient uptake and tolerance to salinity in olive trees under nursery conditions. *Journal of Plant Physiology* 166(13):1350–1359.
- Prach, K. y Walker, L. R. (2011). Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology and Evolution* 26, 119–123.
- Pringle, A. y Bever, J. D. (2002). Divergent phenologies may facilitate the coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi in a North Carolina grassland. *American Journal of Botany* 89: 1439–1446.
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramos, A. C., Façanha, A. R. y Feijó, J. A. (2008). Proton (H<sup>+</sup>) flux signature for the presymbiotic development of the arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 178:177–188.
- Ramos, Z. J., Marrufo, Z. D., Guadarrama C. P. y Carrillo, S. L. (2010). Hongos micorrízico-arbusculares. En: R. Durán y M. Méndez (Eds.), *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán* (pp. 170-172). México: CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA.
- Redecker, D. y Schüßler, A. (2014). Glomeromycota. En: D. J. McLaughlin y J. W. Spatafora (Eds.), *Systematics and Evolution. The Mycota VII Part A* (2a ed., pp. 251-269). Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- Redecker, D., Schüßler, A., Stockinger, H., Stürmer, S. L., Morton, J. B. y Walker, C. (2013) An evidence based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza* 23(7): 515–531.
- Reyes, J. I. (2002). Asociaciones biológicas en el suelo: la micorriza arbuscular (MA). *ContactoS* 44: 5–10.
- Reyes, J. I. (2011). La micorriza arbuscular (MA) centro de la rizosfera: comunidad microbiológica dinámica del suelo. *ContactoS* 81: 17–23.
- Rodríguez-Morelos, V. H., Soto-Estrada, A., Pérez-Moreno, J., Franco-Ramírez, A. y Díaz-Rivera P. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungi associated with the rhizosphere of seedlings and mature trees of *Swietenia macrophylla* (Magnoliophyta: Meliaceae) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural* 87(9).
- Rojas, P., Ángeles, A. y Hernández, L. (2009). Diversity patterns of soil ants (Hymenoptera: Formicidae) related to land use in Los Tuxtlas, Veracruz, México. En: I. Barois, E. J. Huising, P. Okoth, D. Trejo y M. de los Santos (Eds.), *Below-Ground, Biodiversity in Sierra Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico* (pp. 203-216). México: Instituto de Ecología, A.C.
- Rosendahl, S. (2008). Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 178: 253–266.
- Rosendahl, S., Stukenbrock, E. H. (2004). Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in undisturbed vegetation revealed by analyses of LSU rDNA sequences. *Molecular Ecology* 13(10): 3179–3186.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. 1ª Edición Digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México: CONABIO. Recuperado de: [http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx\\_Cont.pdf](http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf)
- Sánchez-Gallén, I. (2011). *Análisis de la comunidad de plántulas, en relación con la de hongos micorrizógenos arbusculares, en fragmentos de vegetación remanente de una selva húmeda*. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, UNAM, D.F., México.
- Sanders, I. R. (2004). Plant and arbuscular mycorrhizal fungal diversity – are we looking at the relevant levels of diversity and are we using the right techniques? *New Phytologist* 164: 413–418.

- Santiago, G. L. G. (2018). *Respiración microbiana edáfica en distintos usos de suelo en los Tuxtlas, Veracruz, México*. Tesis de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México, México.
- Schüßler, A. y Walker, C. (2010). *The Glomeromycota. A species list with new families and new genera*. Gloucester, England: Publicado por las librerías de The Royal Botanic Garden Edinburgh, The Royal Botanic Garden Kew, Botanische Staatssammlung Munich y Oregon State University. Versión electrónica de acceso libre en: [www.amf-phylogeny.com](http://www.amf-phylogeny.com).
- Schüßler, A., Schwarzott, D. y Walker, C. (2001). A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105(12): 1413–1421.
- SEMARNAT. (2013). Capítulo 2 Ecosistemas terrestres. En: *Informe de la Situación del Medio Ambiente en México. Compendio de Estadísticas Ambientales*. Indicadores Clave y de Desempeño Ambiental. Edición 2012. (pp. 39-118.). México: Autor.
- Siqueira, J. O., Sylvia, D. M., Gibson, J. y Hubbell, D. H. (1985). Spores, germination and germ tubes of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Microbiology* 31: 965–972.
- Smith, S. E. y Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis* (3a ed.). Londres: Academic.
- Soto, M. (2004). El Clima. En: S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra*. (pp. 195-198). Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea.
- Souza, T. (2015). *Handbook of Arbuscular Mycorrhizal Fungi*. Suiza: Springer International Publishing
- STATISTICA. StatSoft, Inc. (2007). *Statistica (data analysis software system)*, version 8.0. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com)
- Stürmer, S. L. y Siqueira, J. O. (2006). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Brazilian ecosystems. En: F. M. S. Moreira, J. O. Siqueira y L. Brussaard (Eds.) *Soil biodiversity in Amazonian and other Brazilian ecosystems*. (pp. 206–236). CABI, Oxfordshire.
- Stürmer, S. L., y Siqueira, J. O. (2011). Species richness and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi across distinct land uses in Western Brazilian Amazon. *Mycorrhiza* 21(4): 225-267.
- Sun, X. F., Su, Y. Y., Zhang, Y., Wu, M. Y., Zhang, Z., Pei, K. Q., Sun, L. F., Wan., S. Q. y Liang, Y. (2013). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungal spore communities and its relations to plants under increased temperature and precipitation in a natural grassland. *Chinese Science Bulletin* 58(33): 4109–4119.
- Tahat, M. M., Kamaruzaman, S. y Othman, R. (2010). Mycorrhizal fungi as a biocontrol agent. *Plant Pathology* 9(4): 198-207.
- Tedersoo, L., Sánchez-Ramírez, S. Kõljalg, U., Bahram, M., Döring, M., Schigel, D., May, T., Ryberg, M. y Abarenkov, K. (2018). High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. *Fungal Diversity* 1-25.
- Trejo-Aguilar, D., Lara-Capistrán, L., Madonado-Mendoza, I. E., Zulueta-Rodríguez, R., Sangabriel-Conde, W., Mancera-López, M. E., Negrete-Yankelevich, S., Barois, I. (2013). Loss of arbuscular mycorrhizal fungal diversity in trap cultures during long-term subculturing. *IMA Fungus* 4(2): 161-167.
- van der Heijden, M. G. A. y Horton, T. R. (2009). Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology* 97: 1139–1150.
- van der Heijden, M. G. A., Klironomos, J. N., Ursic, M., Moutoglou, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. y Sanders, I. R. (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69–72.
- van der Putten, W. H., Bardgett, R. D., Bever, J. D., Bezemer, T. M., Casper, B. B., Fukami, T., Kardol, P., Klironomos, J. N., Kulmatiski, A., Schweitzer, J. A., Suding, K. N., Van de Voorde, T. F. J. y Wardle, D. A. (2013). Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges. *Journal of Ecology* 101: 265–276.
- Varela, L. y D. Trejo. (2001). Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. *Acta Zoológica Mexicana Número Especial* 1: 39–51.
- Varela, L., Estrada, A., Álvarez-Sánchez, J. y Sánchez-Gallen, I. (2008). *Catálogo ilustrado de hongos micorrizógenos arbusculares de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas*. Edición digital. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- Varela, L., Trejo, D., Álvarez-Sánchez, F.J., Barois, I., Amora-Lazcano, E., Guadarrama, P., Lara, L., Olivera, D., Sánchez-Gallén, I., Sangabriel, W. y Zulueta, R. (2009). Land use and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Mexican tropical ecosystems: preliminary results. En: I. Barois, E. J. Huising, P. Okoth, D. Trejo y M. de los Santos (Eds.), *Below-Ground, Biodiversity in Sierra Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico* (pp. 99-112). México: Instituto de Ecología, A.C.
- Violi, H.A., A.F. Barrientos-Priego, S.G. Wright, E. Escamilla-Prado, J.B. Morton, J.A. Menge, C.J. Lovatt. (2008). Disturbance changes arbuscular mycorrhizal fungal phenology and soil glomalina concentrations but not fungal spore composition in montane rainforest in Veracruz and Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 254: 276-290.
- Villareal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Mendoza, H., Ospina, M. y Umaña, A. M. (2004). *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.*
- Waide, R. B. y Lugo, A. E. (1992) A Research Perspective on Disturbance and Recovery of a Tropical Montane Forest. En: J. G. Goldammer (Ed.), *Tropical Forests in Transition*. Advances in Life Sciences (pp. 173- 183). Suiza: Birkhiiuser Verlag.
- Walker, L. R. y del Moral, R. (2003). *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Walker, L. R., Walker, J. y del Moral, R. (2007). Forging a new alliance between succession and restoration. En: L. R. Walker, J. Walker y R. J. Hobbs (Eds.), *Linking restoration and ecological succession* (pp. 1-18). EUA: Springer Science+Business Media, LLC.
- Wardle, D. A. y Peltzer, D. A. (2007). Aboveground-belowground linkages, ecosystem development, and ecosystem restoration. En: L. R. Walker, J. Walker y R. J. Hobbs (Eds), *Linking restoration and ecological succession* (pp. 45-68). EUA: Springer Science+Business Media, LLC.
- Willis, A., Rodrigues, B. y Harris, P. (2013). The Ecology of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Critical Reviews in Plant Science* 32: 1–20.
- Wilson, E. O. (1988). The current state of biological diversity. En: *Biodiversity* (pp. 3-18). Washington, D.C: National Academic Press.
- Zangaro, W. y Rondina, A. B. L. (2016). Arbuscular mycorrhizas in different successional stages in some Brazilian ecosystems. En: M. C. Pagano (Ed.), *Recent Advances on Mycorrhizal Fungi, Fungal Biology* (pp. 47–62). Suiza: International Publishing.
- Zangaro, W., Ansanelo, A. P., Lescano, L. E. A. M., Alves, R. A., Rondina, A. B. L. y Nogueira, M. A. (2012). Infection intensity, spore density and inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi decrease during secondary succession in tropical Brazilian ecosystems. *Journal of Tropical Ecology* 28(5): 453–462.
- Zangaro, W., Bononi, V. L. R. y Trufen, S. B. (2000). Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16: 603–622.
- Zangaro, W., Rostirola, L., Souza, P., Almeida, Alves, R., Lescano, L., Rondina, A., Nogueira, M. y Carrenho, R. (2013) Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in southern Brazil. *Mycorrhiza* 23: 221–233.
- Zangaro, W.; Alves, R. A.; Souza, P. B.; Rostirola, L. V.; Lescano, L. E. A. M.; Rondina, A. B. L. y Nogueira, M. A. (2014). Succession and environmental variation influence soil exploration potential by fine roots and mycorrhizal fungi in an Atlantic ecosystem in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 30:237-248.
- Zhang, Y., Guo, L. D. y Liu, R. J. (2004). Survey of arbuscular mycorrhizal fungi in deforested and natural forest land in the subtropical region of Dujiangyan, southwest China. *Plant Soil* 261: 257–263.
- Zhao, Z. W., Wang, G. H. y Yang L. (2003). Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a tropical rainforest of Xishuangbanna, southwest China. *Fungal Diversity* 13: 233–242.
- Zobel, M. y Öpik, M. (2014). Plant and arbuscular mycorrhizal fungal (AMF) communities which drives which? *Journal of Vegetation Science* 25: 1133–1140.

## ANEXOS

### **Anexo 1**

#### **Extracción de esporas.**

Método modificado de Brundrett et al. (1996).

1. Colocar una muestra de 100 g de suelo seco en un recipiente de boca ancha y humedecer por completo el suelo adicionando agua corriente. Dejar reposar por unos cuantos minutos.
2. Con ayuda de la mano amasar el suelo para deshacer cualquier grumo.
3. Colocar dos tamices (0.71 mm y 44 micras de apertura) uno encima del otro.
4. Verter el suelo en los tamices previamente ordenados y con ayuda de una piseta transferir el suelo que queda adherido al recipiente.
5. El suelo del último tamiz, se distribuye de manera uniforme en tubos de centrifuga de 50 ml y se adiciona agua hasta los 40 ml para equilibrarlos.
6. Centrifugar a 3500 r.p.m. por cuatro minutos y medio.
7. Eliminar el sobrenadante de los tubos y conservar el *pellet*.
8. Agregar sacarosa al 40% y agitar hasta que se mezcle bien el suelo y la sacarosa. Centrifugar nuevamente a 3500 r.p.m. por minuto y medio.
9. Pasar el sobrenadante por un tamiz pequeño con apertura de malla de 44 micras y enjuagar con ayuda de una piseta
10. Lavar varias veces y vaciar la muestra con ayuda de la piseta a una caja de Petri de 5 cm de diámetro.
11. Revisar la muestra en el microscopio estereoscópico, separar las esporas con ayuda de agujas de disección y colectarlas con ayuda de una pipeta Pasteur.

## **Anexo 2**

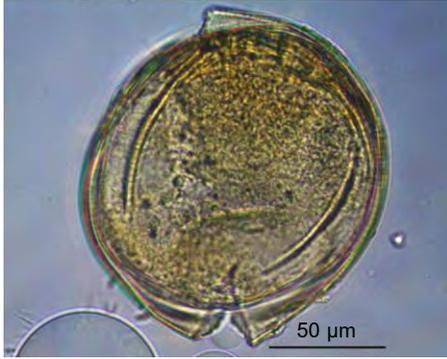
### **Preparaciones fijas.**

Para ello es necesario:

1. Colocar las esporas en un tamiz pequeño y lavar con Tween 80 añadiendo de una a dos gotas y dejar actuar durante 1 min, a continuación enjuagar con agua con ayuda de una piseta.
2. Posteriormente añadir cloro al 5% hasta cubrir las esporas, dejar actuar por 5 min y enjuagar con agua.
3. Separar las esporas en diferentes grupos de acuerdo con rasgos morfológicos, como color y tamaño.
4. Montar las esporas en portaobjetos, con PVLG y reactivo de Melzer (el cual reacciona con los diferentes estratos de la pared de las esporas), colocar un cubreobjetos y aplicar ligera presión para abrir las esporas.
5. Dejar secar las preparaciones a temperatura ambiente alrededor de cinco días antes de ser observadas al microscopio óptico.

### Anexo 3

Imágenes de las esporas recolectadas en campo en Los Tuxtlas, Veracruz. Fotografías tomadas por la M. en C. Laura Hernández del Laboratorio de Micorrizas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.



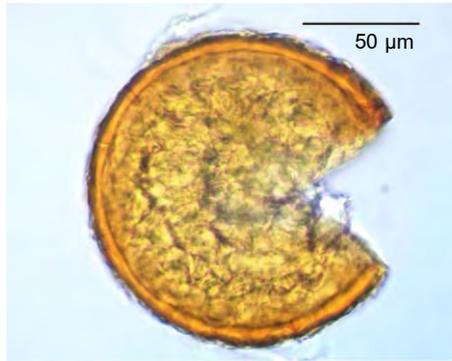
*Acaulospora* aff. *cavernata*



*Ambispora callosa*



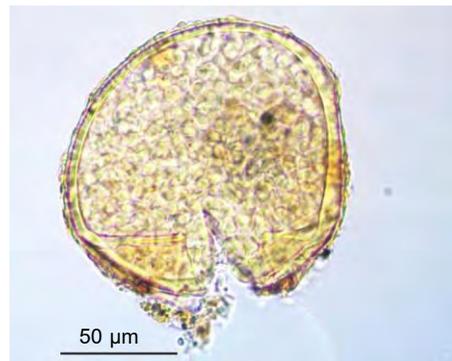
*Claroideoglossum drummondii*



\**Claroideoglossum etunicatum*



*Diversispora eburnea*



*Diversispora trimurales*

Se muestran aquellas especies que no habían sido reportadas anteriormente. Y la especie más abundante (\*).