



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

Respuesta de los hongos micorrizógenos arbusculares en usos de suelo derivados de la selva húmeda de “Los Tuxtlas”, Veracruz en términos de biomarcadores de ácidos grasos.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Diego Morales Rojas

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez
Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México

COMITÉ TUTOR: Dr. Alejandro Alarcón

Colegio de Postgraduados

Dr. John Larsen

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad

CD. MX.

FEBRERO, 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

Respuesta de los hongos micorrizógenos arbusculares en usos de suelo derivados de la selva húmeda de “Los Tuxtlas”, Veracruz en términos de biomarcadores de ácidos grasos.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Diego Morales Rojas

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez
Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México

COMITÉ TUTOR: Dr. Alejandro Alarcón
Colegio de Postgraduados

Dr. John Larsen
Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad

MÉXICO, CD. MX. FEBRERO, 2019



OFICIO FCIE/DAIP/0051/2019

ASUNTO: Oficio de Jurado


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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 29 de octubre de 2018 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en el campo de conocimiento de Ecología del alumno MORALES ROJAS DIEGO con número de cuenta 307219749 con la tesis titulada "Respuesta de los hongos micorrizógenos arbusculares en usos de suelo derivados de la selva húmeda de "Los Tuxtlas", Veracruz en términos de biomarcadores de ácidos grasos", realizada bajo la dirección del DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ:

Presidente: DRA. ROSALVA GARCÍA SÁNCHEZ
Vocal: DRA. CLAUDIA ALEJANDRA PONCE DE LEÓN HILL
Secretario: DR. JOHN LARSEN
Suplente: DRA. SILKE CRAM HEYDRICH
Suplente: DRA. ANA TZTZQUI CHÁVEZ BÁRCENAS

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 17 de enero de 2019


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGNS/MMVA/ASR/ipp

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para realizar los estudios de Maestría en Ciencias Biológicas.

Al proyecto PAPIIT IN116814 “Almacenes de carbono en el suelo de una selva húmeda: la contribución de los hongos micorrizógenos arbusculares” por contribuir con los recursos económicos necesarios y cubrir los gastos de este trabajo.

Al Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez por ser mi tutor principal durante este proyecto y al comité tutorial integrado por el Dr. Alejandro Alarcón y el Dr. John Larsen por todo su apoyo y contribuciones para la elaboración de este trabajo.

Agradecimientos personales

Al laboratorio de Agroecología, el grupo de trabajo del Dr. John Larsen y al laboratorio de Química Analítica y Metabólica (QUAM) del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES) de la Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia.

A la Dra. Dulce Yaahid Flores Renteria.

A la Dra. Irene Sánchez Gallen y a la Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán.

Al M. en C. Manuel Hernández Quiroz.

A mis compañeras y amigas América Baleón (agrasim) y Yesenia Flores.

A Netzahualcoyotl Barron Valle.

A Tsiri Díaz y Yolanda García.

A todos mis compañeros del posgrado.

A todos mis profesores y profesoras de la licenciatura y posgrado por su tiempo, esfuerzo y pasión por la enseñanza de excelente calidad.

A todos mis compañeros del Laboratorio de Ecología del Suelo.

A todos mis compañeros de la Facultad de Ciencias.

A la Universidad Nacional Autónoma de México.

Dedicatoria

A mi madre Antonia Rojas Ávila por todo su apoyo incondicional y tanto amor.

A mi hermano Emilio Morales Rojas por ser la mejor compañía.

A mi padre Luis Alfredo Morales Castorena por sus enseñanzas.

A mi amigo y colega Jorge Luis Zavala Rivera.

A mis amigos Xiuhnel, David, Moisés e Iván.

A todos mis amigos del pulpo.

A Mila Perri.

Índice

Resumen.....	1
Abstract.....	3
I. Introducción	
a. Deforestación y cambio de uso de suelo.....	6
b. Efectos del cambio de uso de suelo sobre el ciclo del C.....	8
c. Ciclo del C y los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) como almacenes de C.....	10
d. Ácidos grasos totales (WCFA) como indicador específico para biomasa de HMA en el suelo.....	12
II. Objetivos.....	16
III. Hipótesis.....	17
IV. Antecedentes.....	18
V. Método.....	21
a. Sitio de estudio	
1. Clima y variación temporal.....	21
2. Usos de suelo.....	22
3. Características físicas y químicas por uso de suelo y temporada.....	25
b. Muestreo	
1. Sitios y obtención de muestras de suelo.....	28
2. Preparación de muestras y obtención de ácidos grasos totales.....	29
3. Estimación de biomasa a partir de ácidos grasos totales.....	30
4. Análisis de datos.....	32
VI. Resultados	
a. Cambio de uso de suelo y ácidos grasos totales de HMA.....	33
b. Correlaciones con variables bióticas y abióticas por temporadas.....	35
c. Análisis de componentes principales (ACP).....	40
VII. Discusión.....	47
VIII. Conclusiones.....	63
IX. Literatura citada.....	65
X. Anexos.....	74

Resumen

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) se encuentran asociados con más del 80% de las plantas terrestres; modifican su desempeño de acuerdo con las propiedades físicas y químicas del suelo, la diversidad biológica del sitio y las actividades humanas que se llevan a cabo. Este trabajo evaluó la concentración de ácidos grasos totales (WCFA) como indicador de la biomasa de HMA junto con otras variables de desempeño fúngico y propiedades físicas y químicas del suelo, bajo un contexto de cambio de uso de suelo y temporalidad en un bosque tropical de México. El sitio de estudio se encuentra en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, dentro de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, Veracruz, México, donde se identificaron cuatro usos del suelo (potreros, cultivos, acahuales y la selva conservada), en los cuales se realizó un muestreo aleatorio de suelo (10-15 cm de profundidad) por parcelas (0.1 ha de área total c/u). Cada uso de suelo fue representado por cinco parcelas (5 muestras de suelo de 100g por parcela) con un total de 200 muestras por ambas temporadas (lluvias agosto 2014 y secas abril 2015) en las que se aplicó el método de extracción y cuantificación de WCFA por cromatografía de gases. Se utilizó un ANOVA de dos vías para detectar diferencias significativas entre los factores de variación “uso de suelo” y “temporalidad”; además, se utilizaron correlaciones de Spearman entre la concentración de WCFA de HMA, las propiedades físicas y químicas del suelo y variables de desempeño fúngico, así como un análisis de componentes principales (ACP) para determinar la proporción de contribución de cada variable biótica o abiótica a la variación de los datos. No existieron diferencias entre la concentración de WCFA de la temporada de lluvias y la temporada de secas. El cambio de uso de suelo tuvo efecto en la concentración de WCFA de HMA ($F_{3, 192}=9.723$; $p=0.0001$) y solo el potrero tuvo valores significativamente más altos. Existieron diferencias significativas entre la concentración de WCFA de HMA y la interacción usos de suelo-temporada ($F_{3, 192}=1.77$; $p=0.05$), el potrero de lluvias tuvo el promedio más alto (21.47 nmol/g suelo (± 2.9)) y la selva

de lluvias tuvo el promedio más bajo (8.37 nmol/g suelo (± 0.76)). La longitud de micelio y concentración de WCFA de ambas temporadas tuvieron una correlación positiva ($r=0.38$, $p=0.002$ lluvias y $r=0.26$, $p=0.047$ secas, respectivamente). El N total, nitrato (NO_3) y amonio (NH_4) del suelo de la temporada de lluvias tuvieron una correlación negativa con los ácidos grasos totales ($r=-0.34$, $p=0.007$; $r=-0.26$, $p=0.04$ y $r=-0.37$, $p=0.003$, respectivamente). En temporada de secas la concentración de WCFA tuvo una correlación positiva con el pH del suelo ($r=0.37$; $p=0.004$) y negativa con la concentración de nitratos (NO_3) ($r=-0.27$, $p=0.03$). El ACP de variables bióticas de la temporada de lluvias, indicó que los dos primeros componentes tuvieron un porcentaje de contribución a la variación total de los datos del 20.4% (longitud de micelio y WCFA de HMA en componente 1 con contribución del 12.89%, y colonización intrarradical en componente 2 con contribución del 7.51%); todas las variables tuvieron valores negativos de correlación. El ACP de propiedades fisicoquímicas del suelo de la misma temporada indicó que los dos primeros componentes tuvieron un porcentaje de contribución a la variación total de los datos del 42.35% (C total, NH_4 , N total, pH del suelo, NO_3 y contenido hídrico en componente 1 con contribución del 38.79%, y P en componente 2 con contribución del 3.56%); todas las variables tuvieron valores negativos de correlación excepto el P del suelo. Para la temporada de secas, el ACP de variables bióticas indicó que los dos primeros componentes tuvieron un porcentaje de contribución a la variación total del 20.59% (ácidos grasos totales y longitud de micelio en componente 1 con contribución del 13.3%, y colonización intrarradical en componente 2 con contribución del 7.29%); todas las variables tuvieron valores negativos de correlación. El ACP de propiedades físicas y químicas del suelo para esa temporada indicó que los dos primeros componentes tuvieron un porcentaje de contribución a la variación total del 30.78% (C total, N total y P en componente 1 con contribución del 24.94%, y NH_4 en componente 2 con contribución del 5.84%); todas las variables tuvieron valores negativos de correlación. Los cuatro ACP's siempre agruparon a la *selva* y al *acahual* en un solo

conjunto, en un grupo diferente al *potrero* y en otro grupo separado al *cultivo*. El cambio de uso de suelo, la riqueza y abundancia de especies vegetales y del suelo que existen entre los sistemas no perturbados (*selva* y *acahual*) y los sistemas de explotación económica (*potreros* y *cultivos*) tienen un efecto directo en la concentración de C en los HMA.

Abstract

Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) are associated with more than 80% of terrestrial plants modifying their performance in accordance with the physical and chemical properties of the soil, biological diversity of the site and human activities. The objective of this work was to evaluate the concentration of whole cell fatty acids (WCFA) as a bioindicator of AMF biomass together with other fungal performance variables and physical and chemical properties of the soil, under a context of land use change and season in a tropical forest of Mexico. The study site is located at the “Los Tuxtlas” Tropical Biology Station, within the Los Tuxtlas Biosphere Reserve, Veracruz, Mexico, identifying four land uses, (pastures, crops, secondary forest (acahual) and natural conditions or forest). A random soil sampling (10-15 cm below the ground) was carried out by plots (0.1ha of total area each). Each land use was represented by five plots (5 soil samples of 100g per plot) with a total of 200 soil samples for both seasons (rainy season-august 2014, and dry season-april 2015). A two-way ANOVA to detect significant differences between the factors of variation “land use” and “season” was applied. We did Tuckey’s *post hoc* test ($p \leq 0.05$) for significant differences, Spearman correlations between WCFA concentration in AMF, soil physical and chemical properties and fungal performance variables, and also a principal component analysis (PCA) were employed to determine the proportion of the contribution of each biotic or abiotic variable to the total variation of the data. There was no differences between the WCFA concentration of the rainy season and dry season. The land use change was significant for WCFA (F_3 ,

$F_{3, 192}=9.723$; $p=0.0001$), where only the pasture had significantly the highest values, followed by the acahual, then by crops and finally de forest. Significant differences were observed between WCFA concentration and the interaction land use-seasons ($F_{3, 192}=1.77$; $p=0.05$), the pastures of the rainy season had the highest average (21.47 nmol/g soil \pm 2.9) and the forest of the rainy season had the lowest average (8.37 nmol/g soil \pm 0.76). The mycelial length and WCFA concentration of both seasons were positively correlated ($r=0.38$; $p=0.002$ rainy season and $r=0.26$; $p=0.047$ dry season, respectively). The total N, NO_3 and NH_4 of the rainy season were negatively correlated with WCFA ($r=-0.34$; $p=0.007$, $r=-0.26$; $p=0.04$ and $r=-0.37$; $p=0.003$, respectively). In the dry season the WCFA concentration had a positive correlation with soil pH ($r=0.37$; $p=0.004$) and a negative correlation with nitrate ($r=-0.27$; $p=0.03$). The PCA of biotic variables of the rainy season indicated that the first two components explained 20.4% of the total variation (mycelium length and WCFA in component 1, contribution of 12.89%, and intraradical colonization in axis 2, contribution of 7.51%). All variables had negative correlation values. The PCA of soil physical and chemical properties of the same season showed that that the first two components explained 42.35% of the total variation (total C, NH_4 , total N, soil pH soil, NO_3 and water content in component 1 with contribution of 38.79%, and P in component 2 with contribution of 3.56%). All variables had negative values of correlation except soil P. For the dry season, the PCA of biotic variables indicated that the first two components explained 20.59% of the total variation (WCFA and mycelium length in component 1 with contribution of 13.3% and intraradical colonization in component 2 with contribution 7.29%). All variables had negative correlation values. The PCA of soil physic and chemical properties for the same season indicated that the first two components explained 30.78% of the total variation (total C, total N and P in component 1 contribution 24.94%, and NH_4 in component 2 contribution 5.84%). All variables had negative correlation values. The four PCA's consistently always grouped the forest and the acahual in a single group, in a different

group the pastures and in another group separated the crops. The land use change, richness and abundance of plant and soil species that exist between undisturbed systems (forest and acahual) and economic exploitation systems (pastures and crops) have a direct effect on the C concentration in the AMF.

I. *Introducción*

a. Deforestación y cambio de uso de suelo

A lo largo de la historia del ser humano se han llevado a cabo diversas actividades de aprovechamiento y extracción de recursos naturales que han alterado la calidad de los servicios ecosistémicos de soporte (ciclo de nutrientes, secuestro de carbono, producción primaria, formación de suelo) y regulación (provisión de agua, regulación de clima, control de plagas y enfermedades), principalmente. La pérdida de cobertura vegetal (*deforestación*) ocasiona cambios en los ecosistemas terrestres como la degradación y consecuente pérdida del suelo que contribuye al decremento de biodiversidad desde el nivel microscópico hasta el nivel de paisaje; también es ampliamente reconocido que la deforestación es una de las principales causas por las cuales se modifican los ciclos biogeoquímicos de un ecosistema (FAO, 1994).

Es lógico pensar que la deforestación está ligada al uso que tiene el ecosistema por parte del ser humano (Velázquez *et al.*, 2002). El uso de suelo determina la extensión de la deforestación, así que la forma en la cual se llevan a cabo las actividades económicas sobre el suelo tiene fuertes efectos sobre los controles y reguladores bióticos y abióticos de un ecosistema. Actualmente, la deforestación está relacionada con la explotación forestal (productos maderables), la agricultura y la apertura de potreros para ganado, así como el desarrollo de infraestructura y vías de comunicación (Geist y Lambin, 2001, 2002). En el caso de México, la extensión de la selva alta perennifolia se redujo 90% de su cobertura original (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006). La sierra de Los Tuxtlas, Veracruz, es uno de los últimos relictos de la selva húmeda en la costa del Golfo de México, en dicha región existen 3,356 especies de plantas vasculares y muchas otras especies de organismos (Sosa y Gómez-Pompa, 1994), tan solo en la selva se reportan 940 especies de 543 géneros y 137 familias de plantas (Ibarra-Manríquez y

Sinaca-Colín, 1995). En el trópico veracruzano la extensión original de la selva alta se dedica para, 26.3% actividades agrícolas, 30.9% actividades ganaderas y 41.6% a suelo de conservación de vegetación forestal natural o en sucesión (Toledo y Ordóñez, 1998). Esta región ha sufrido una fuerte deforestación originando un paisaje altamente fragmentado, organizado en “parches” (fragmentos) de selva madura y “*acahuales*” o selva en regeneración dentro de una matriz conformada por *potreros* (sitios de pastoreo para ganado) y *cultivos* (sitios de siembra por temporal) en menor proporción. Estos “parches” o fragmentos de selva no son suficientemente grandes para soportar y para mantener la misma funcionalidad ecológica que un paisaje continuo, lo que repercutirá la persistencia del ecosistema a largo plazo (Fahrig, 2003; Dirzo y Raven, 2003). Si los fragmentos o “parches” pequeños de selva se encuentran aislados de los grandes y poseen formas irregulares, la probabilidad de pérdida de especies y de funcionalidad ecológica será aún mayor (Mendoza *et al.*, 2005), la riqueza de plántulas puede disminuir y la composición de la comunidad puede verse modificada con el ingreso de especies pioneras y la exclusión de especies tolerantes a la sombra (Benítez-Malvido y Martínez-Ramos, 2003).

La fragmentación ocasiona cambios en las condiciones microambientales, siendo más notable en el límite de los fragmentos, generando lo que se conoce como “efecto de borde”, donde ocurre un aumento en la incidencia lumínica y en la temperatura, así como una disminución de la humedad en el suelo y aire, esto reduce la posibilidad de establecimiento de nuevos propágulos de especies tolerantes a la sombra (especies de la selva) (Laurance *et al.*, 2000), es decir, se altera la composición y diversidad de organismos dentro de los “parches” (el efecto de borde puede ser más intenso en fragmentos chicos como una mayor temperatura o estrés hídrico). También es común que existan cambios en la concentración de nutrientes y régimen de agua en las zonas deforestadas, pues se han observado alteraciones en la estructura y propiedades fisicoquímicas en suelos donde se llevan a cabo actividades económicas (*potreros* y *cultivos*) y en suelos que se encuentra en algún estado de sucesión ecológica

(acahuales y selva conservada), así como cambios en las comunidades de organismos que habitan la parte aérea y edáfica (Neher, 1999; Given *et al.*, 2002). La mayor parte de los suelos de Los Tuxtlas son derivados de materiales volcánicos (andosoles, luvisoles, acrisoles, feozems y vertisoles) (Andrle, 1964), los suelos formados por materiales basálticos rejuvenecidos por deposición de cenizas volcánicas son los más productivos y atractivos para la agricultura; dichos suelos son estables si mantienen su cobertura original, pero se erosionan y lixivian con facilidad después de que quedan expuestos por la deforestación, este tipo de suelos es estable en potreros que no se encuentran sometidos a sobrepastoreo (Reading *et al.*, 1995; Kellman y Tackaberry, 1997).

b. *Efectos del cambio de uso de suelo sobre el ciclo del C*

A nivel mundial, la deforestación es una de las principales causas del cambio climático, altera el ciclo del C y disminuye la capacidad de los ecosistemas terrestres para captar CO₂ y otros gases de efecto invernadero (GEI) de la atmósfera (Guevara *et al.*, 2004). El metabolismo de los organismos genera CO₂ (principalmente), así como las actividades humanas, pero actualmente las concentraciones en la atmósfera de los GEI como el CO₂ se han incrementado, ocasionando un calentamiento atmosférico con efectos negativos en diferentes escalas de tiempo y espacio en ecosistemas terrestres y marinos (Lal *et al.*, 2006; Wall *et al.*, 2012). El ciclo del C influye de manera directa en la productividad primaria de un ecosistema y la producción de biomasa; su ciclo inicia cuando el CO₂ se captura por los productores primarios por medio del proceso de fotosíntesis y es cerrado con la reintegración de dicho C de la materia orgánica al suelo por medio de la descomposición de materia orgánica e intemperismo físico/químico (Chapin *et al.*, 2002); todo lo anterior está controlado por los patrones de clima y estacionalidad del sitio, así como las comunidades de macro y micro organismos presentes en el suelo (Figura 1).

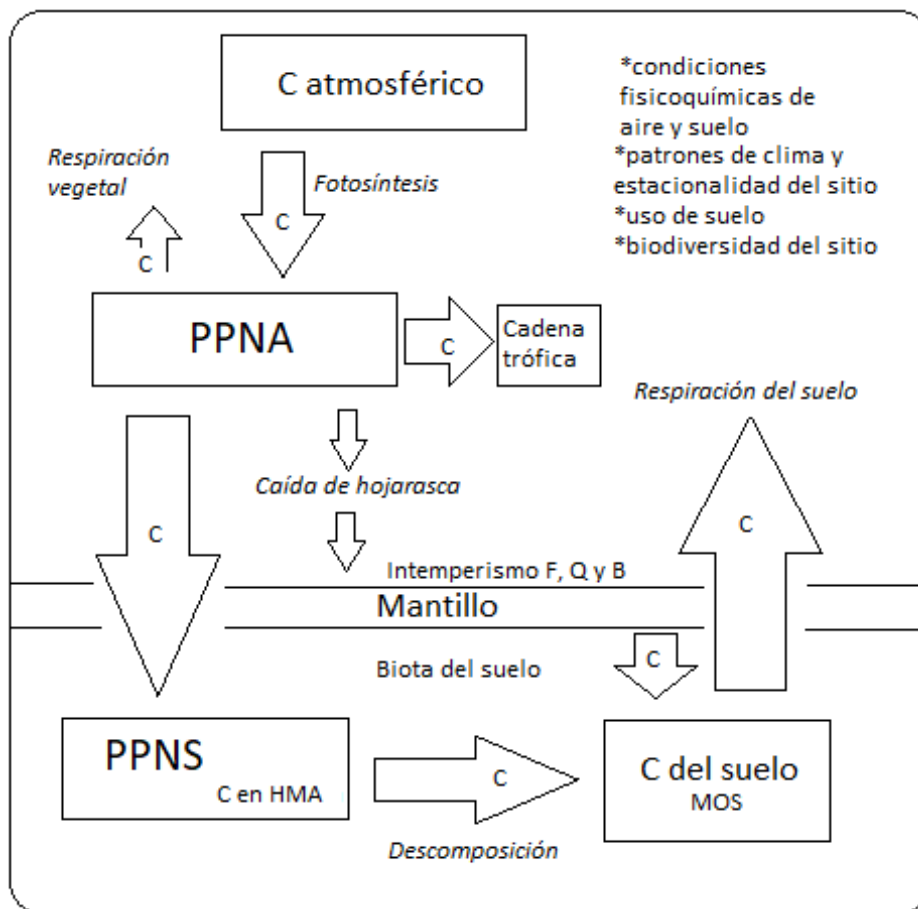


Figura 1. *Ciclo del carbono en ambientes terrestres*. En este esquema se ubican a los HMA dentro de las raíces de las plantas; los HMA también se encuentran dispersos por el suelo en forma de esporas y micelio. En ambos casos los HMA son almacenes de C y participan en la dinámica de C del suelo. C=carbono, HMA=hongos micorrizógenos arbusculares, PPNA=productividad primaria neta aérea, PPNS=productividad primaria neta subterránea, F, Q y B=intemperismos físicos, químicos y biológicos, palabras en cursivas=procesos ecológicos, flechas y grosor=flujo del C en ecosistemas terrestres, cuadros=almacenes de C, *=variables que influyen en la dinámica de C.

De acuerdo con Cramer *et al.* (2004), la deforestación puede contribuir en grandes pérdidas y liberación de C a la atmósfera, incrementa el riesgo de sequía e incendios por el aumento de temperatura, incrementa la evapotranspiración y disminuye la retención de agua en el suelo por parte de las plantas, lo cual tendría efectos negativos en la economía y seguridad alimentaria de un país, pero el grupo de Cramer *et al.* (2004) reitera que los modelos de cambio climático aún son poco confiables y precisos debido a la falta de información que existe por parte de los ecosistemas tropicales (vistos como fuentes y sumideros de C), pero lo que sí es un hecho es el gran impacto que tiene la deforestación en la concentración de GEI presentes en la atmósfera y el cambio climático.

c. Ciclo del C y los hongos micorrizógenos arbusculares como almacenes de C

El suelo es un reservorio muy importante de C, ya que en las raíces de las plantas existen comunidades complejas de microorganismos que interactúan con la rizósfera y tienen una gran influencia en la forma en la cual las plantas absorben recursos y responden a situaciones de estrés (sequía, falta de nutrientes, enfermedad, herbivoría, etc.). Concretamente, los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) son parte de dicha comunidad edáfica y son un gremio de especies fúngicas que forman una relación fisiológica altamente especializada con las células radicales de su hospedero (Johnson, 2010).

Los HMA son más abundantes en zonas tropicales, en la selva de Los Tuxtlas se han identificado diferentes especies que pertenecen a los géneros *Glomus*, *Acaulospora*, *Archaeospora*, *Gigaspora* y *Scutellospora* (Guadarrama *et al.*, 2004). De manera general, los HMA facilitan a la planta la absorción de P (fósforo), N (en forma de amonio NH_4 y nitrato NO_3), agua, confieren protección contra patógenos, resistencia a enfermedades y mejoran la estructura del suelo (Read, 1999; Augé, 2001; Johnson, 2010). Por su parte, la planta le confiere al hongo un hábitat y compuestos de C producto de la fotosíntesis (Allen, 1991) haciendo a los HMA un reservorio de C importante para el ecosistema, debido a que las redes de hifas se extienden por todo el suelo e interaccionan con la mayoría de las plantas a través de sus raíces. De acuerdo con Johnson (2010) la asociación planta/HMA es facultativa por parte del hospedero y obligada por parte del HMA, también se reconoce que los HMA se encuentran dentro de las raíces y al mismo tiempo exploran la rizósfera en busca de nutrientes y agua para la planta, así como nuevos hospederos (Smith y Read, 2008). En la naturaleza existen dos tipos de colonización radical por HMA, tipo *Paris* (hifas crecen exclusivamente dentro de las células del hospedero, forman enroscaduras con/sin arbusculos) y tipo *Arum* (hifas crecen entre las células del hospedero), el ciclo de vida consta de

varias fases que se llevan a cabo dentro y fuera de su hospedero (Willis *et al.*, 2013; Souza, 2015) (Figuras 2a y 2b).

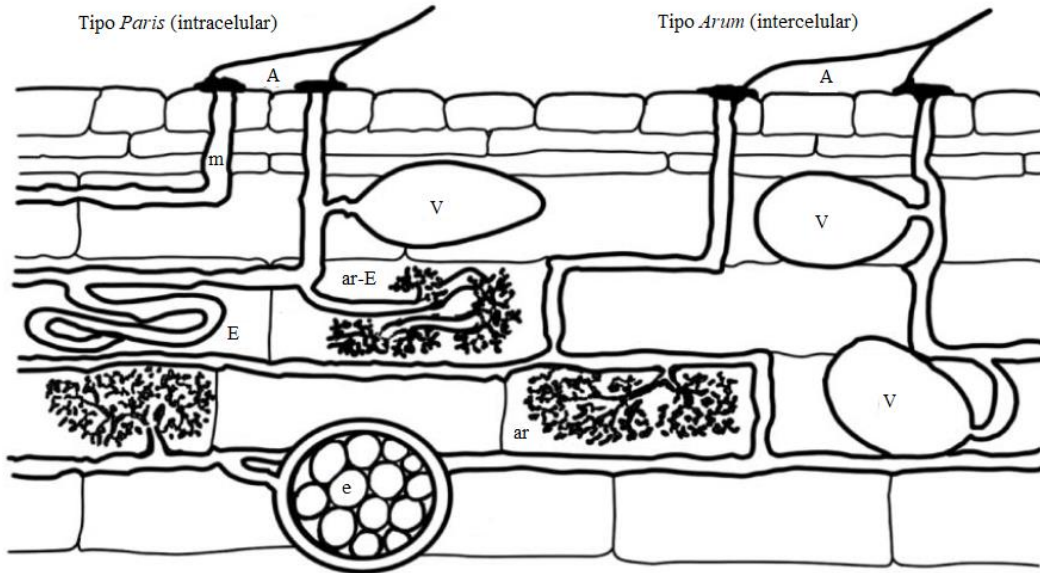


Figura 2a. *Hongos micorrizógenos arbusculares (HMA)*. Representación gráfica de los dos tipos de colonización radical más comunes en HMA. A: apresorio, m: micelio interno, V: vesícula, E: enroscadura de micelio, ar: arbusculo, ar-E: enroscadura con arbusculos, e: espora. Modificado de Willis *et al.* (2013).

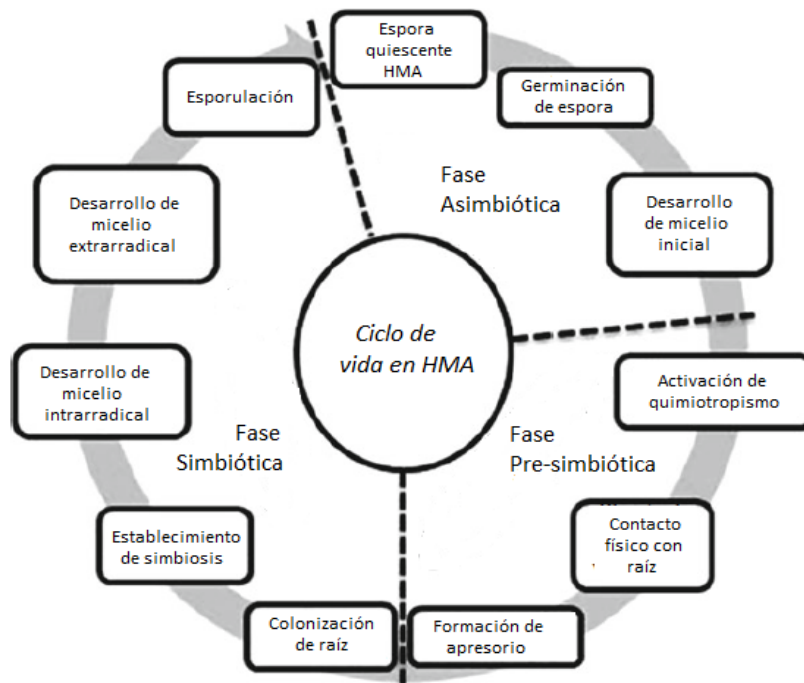


Figura 2b. *Ciclo de vida general en HMA*. Tres fases descritas y una cuarta en el suelo como micelio externo y esporas. Modificado de Souza (2015).

Los HMA son afectados por el cambio de uso de suelo y el tipo de manejo en la zona, las características morfofisiológicas del HMA cambian de acuerdo con las condiciones del medio ambiente; en sitios con alta disponibilidad de recursos (nutrientes, espacio y agua) la asociación planta/HMA no es favorecida (Coalpaert y van Tichelen, 1996), por lo tanto, se puede pensar que bajo diferentes escenarios de uso de suelo, las variables morfofisiológicas de los HMA cambien junto con las variables morfofisiológicas de las plantas hospederas. De acuerdo con Rillig (2004), los HMA influyen en la composición y estructura de la comunidad vegetal y de microorganismos en el suelo, también se han demostrado los efectos que tienen los HMA en la fisiología de las plantas a nivel individual. El micelio de los HMA y sus exudados tienen un efecto positivo en el suelo como la formación de agregados. Los HMA tienen una influencia importante en el recambio de la materia orgánica del suelo que actúa como un “almacén” o “sumidero” de C. Bajo este enfoque, podríamos ver a los HMA como una vía de secuestro de C, ya sea en estructuras macroscópicas (micelo externo de la raíz o esporas muy grandes en algunos casos) o en estructuras microscópicas (micelio intrarradical, esporas y vesículas de almacenamiento de compuestos de C de reserva).

d. Ácidos grasos totales de la célula (WCFA) como indicador específico para biomasa de HMA en el suelo

Los procesos bioquímicos nos ayudan a describir la funcionalidad del complejo HMA/planta y a cuantificar la cantidad de C almacenado en forma de biomasa fúngica (hidratos de carbono, lípidos y proteínas), así como en bacterias y muchos otros organismos que coexisten en el suelo y que también están sujetos a los cambios del medioambiente. Los ácidos grasos totales o WCFA (Whole Cell Fatty Acids) de los HMA han sido usados como indicador de biomasa fúngica (Tunlid y White, 1992). La

biomasa de los microorganismos del suelo es un indicador útil para tener una idea del estado de fertilidad de un suelo, el contenido de materia orgánica y las tasas de descomposición y mineralización de N de un ecosistema (Smith y Paul, 1990; Carter *et al.*, 1999; OECD, 2004); por otro lado se ha comprobado que la biomasa microbiana contribuye a la estabilización y estructura del suelo (Smith y Paul, 1990, Fließbach *et al.*, 2000). Aún se utilizan biomarcadores específicos para cuantificar la biomasa de diferentes grupos de microorganismos que habitan en el suelo, en el caso de los HMA se utiliza el ácido graso 16:1 ω 5 como bioindicador (Olsson, 1999), ya que las fracciones lipídicas son útiles para estudiar el crecimiento y morfogénesis de los HMA. Los HMA almacenan y transportan C en forma de cuerpos lipídicos, los azúcares de la planta que se encuentran en estructuras intrarradicales fúngicas se transforman en lípidos y son translocados al micelio extrarradical del HMA para el crecimiento de micelio y esporulación (Pfeffer *et al.*, 1999). Los ácidos grasos totales de la célula (WCFA) de un HMA se componen por una fracción fosfolipídica (PLFA, metabólicamente activa) y una fracción neutra (NLFA, almacenamiento y reservas energéticas) (Figura 3).

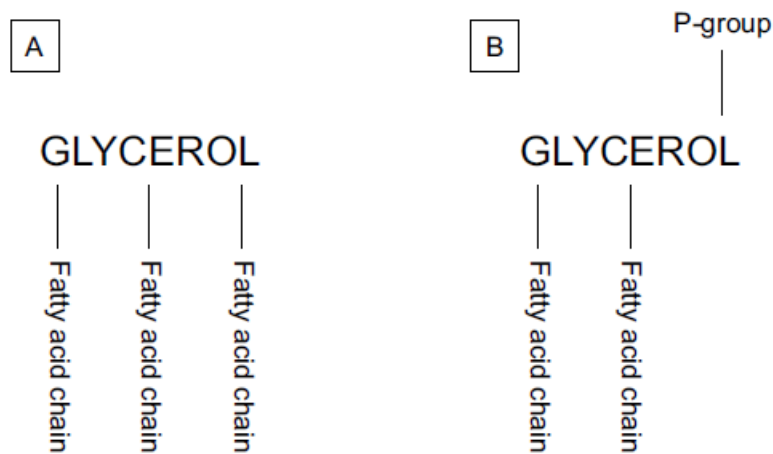


Figura 3. *Composición básica de los ácidos grasos.* En la imagen A se ilustra la composición de los ácidos grasos neutrales (NLFA) de reserva y en la imagen B se ilustra la composición básica de los ácidos grasos metabólicamente activos (PLFA). Obtenido de Allison y Miller (2004).

A partir de la cuantificación de los WCFA del ácido graso 16:1 ω 5 es posible hacer una estimación indirecta de la biomasa de los HMA, con el fin de ayudar a medir un almacén de C importante del suelo bajo diferentes escenarios de uso de suelo, régimen de precipitación y temperatura (temporada lluviosa y seca). El análisis de ácidos grasos también tiene sus límites, de acuerdo con Olsson (1999), algunos de los ácidos grasos se comparten entre grupos funcionales del suelo, por lo tanto no existe un ácido graso completamente específico para los HMA. Este autor también menciona que existen diferencias considerables en la composición de ácidos grasos entre especies y géneros de HMA, lo cual causa problemas en la estimación de biomasa en comunidades heterogéneas de HMA. Olsson (1999) reitera que pueden existir cambios en las concentraciones de WCFA de los HMA debido a cambios en la comunidad bacteriana con la que comparte el espacio. En este caso, la técnica de WCFA permite cuantificar a los ácidos grasos neutros del ácido graso 16:1 ω 5 de los HMA del suelo, los cuales solo se encuentran presentes en las células eucariontes, es decir, solo los HMA producen ácidos grasos neutros (NLFA), mientras que las bacterias solo producen (PLFA) por ser procariontes, de esta forma es posible tener una mayor certeza de que los resultados presentados reflejan con mayor precisión la biomasa de HMA.

El estado o uso del suelo, las condiciones de microclima y la insolación por el cambio en el tipo y densidad de cobertura vegetal no han sido estudiadas bajo un enfoque de ácidos grasos en un estudio de campo, por lo tanto, en este trabajo se sugiere que las variables morfofisiológicas de los HMA (como la biomasa del HMA en el suelo a partir de ácidos grasos, la longitud de micelio y la colonización intrarradical) podrían ser buenos indicadores para describir el efecto que tienen las actividades humanas, tales como la deforestación y el cambio de uso de suelo. Recientemente se han cuantificado y descrito los ácidos grasos del suelo bajo un enfoque de cambio de uso de suelo (selva, acahual, potrero y cultivo) y diferente régimen de precipitación (temporada seca y temporada lluviosa), todo con el fin de visualizar

los cambios en las comunidades edáficas a un nivel morfofisiológico bajo un escenario de cambio global. Al conocer el cambio y dinámica de la biomasa de los HMA en el suelo podremos obtener información útil que nos permita entender el ciclo del C de una manera más profunda y detallada, ya que los HMA aumentan y mejoran la asimilación de C por parte de la planta ayudándola a absorber nutrientes minerales del suelo; además, se ha comprobado que los HMA intensifican la asignación y secuestro de C debajo del suelo debido a que obtienen más del 20% de la cantidad C neta asimilada por la planta hospedera (Koch y Johnson, 1984; Harris *et al.*, 1985; Douds *et al.*, 1988; Jakobsen y Rosendahl, 1990; Eissenstat *et al.*, 1993). La simbiosis con HMA determina el flujo de una enorme cantidad de C a nivel mundial (5 millones de toneladas al año aproximadamente), por lo tanto el estudio de los HMA es de gran importancia para la ecología de suelos, de plantas y la agricultura (Bago *et al.*, 2000).

II. *Objetivos*

General

Analizar el comportamiento de los HMA en cuatro usos de suelo derivados de la selva húmeda a partir de la concentración del ácido graso 16:1 ω 5 en el suelo.

Particulares

- Analizar si existe una correlación entre la producción del ácido graso 16:1 ω 5, el porcentaje de colonización intraradical y la longitud de micelio externo en cada uso de suelo.
- Analizar el efecto de los cambios en las propiedades fisicoquímicas del suelo en la producción de ácidos grasos de HMA, por temporadas y uso de suelo.
- Realizar un análisis de componentes principales (ACP) con las variables bióticas y abióticas, con el fin de identificar los factores que más influyen en la variación de los datos por temporada y uso de suelo.

III. Hipótesis

- Se espera una mayor concentración de ácidos grasos totales de HMA durante la temporada de “SECAS” debido a que las condiciones de microclima del suelo son más estresantes y se favorece la dependencia del hospedero al HMA, incrementando la producción de micelio extrarradical para absorción de agua y nutrientes. Se espera una menor concentración de ácidos grasos totales de HMA durante la temporada de “LLUVIAS” debido a que se favorece la producción de otras estructuras del HMA como arbusculos y vesículas dentro del hospedero.

- Se espera que el cambio de uso de suelo tenga un efecto significativo en la concentración de HMA en el suelo debido a que las alteraciones en las propiedades fisicoquímicas del suelo como la concentración y disponibilidad de nutrientes, humedad y pH, así como el cambio en la cobertura vegetal por la deforestación.

- Se espera la mayor concentración de HMA en el uso de suelo POTRERO debido a la baja concentración de nutrientes en el suelo y a las altas temperaturas por la falta de cobertura vegetal, el uso de suelo SELVA tendrá la menor concentración de HMA debido a que las concentraciones de nutrientes del suelo y el microclima son más estables y menos modificadas a comparación de los otros tres usos de suelo, de acuerdo con estudios previos en la zona.

IV. Antecedentes

a. Respuesta de los HMA al cambio de uso de suelo

En la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, se han realizado trabajos en campo y bajo un enfoque de cambio de uso de suelo. Los datos más recientes que se han obtenido en los últimos años sobre los HMA se agrupan en el Cuadro 1, podemos observar que el comportamiento de los HMA en el suelo y en sus hospederos varía de manera muy contrastante entre ambientes, es decir, en sitios conservados y que tienen poca o nula actividad humana, los HMA se comportan de una manera diferente a los ambientes en donde el ser humano tiene una gran influencia en la dinámica y aprovechamiento de los recursos naturales como los potreros y cultivos. Los datos del Cuadro 1 indican que los HMA cambian su comportamiento en el suelo cuando existe algún estrés ambiental; así el potrero es el uso de suelo que posee los valores más altos de producción de micelio, los HMA de la selva y los acahuals poseen un comportamiento similar y los HMA en cultivos siempre tuvieron los valores más bajos

Cuadro 1. Efecto del cambio de uso del suelo sobre el desempeño de los HMA.

Uso de suelo	Desempeño de HMA	Referencias
Selva	- Altos niveles de N y P disminuyen biomasa de HMA	Cruz-Paredes, 2013
	- Las texturas arcillo/limoso reducen micelio externo	Cortés-Tello, 2015
	- Incremento de M O S reduce micelio externo	Gehring y Connell, 2006
	- Poca abundancia de HMA en comunidades que se encuentran en clímax	
	- Mayor colonización por hifas	
	- Mayor colonización de arbúsculos	
Bosque secundario (Acahual)	- Incremento de pH favorece producción de micelio externo	Bååth y Anderson, 2003
	- Biomasa de HMA aumenta con un pH de suelo neutro	
	- Longitud de micelio similar a la selva	Cruz-Paredes, 2013
		Cortés-Tello, 2015
	- Incremento de NH ₄ aumenta producción de micelio	Serrano-Ysunza, 2012
	- Aumento de P lábil disminuye colonización intraradical con inóculo, sin	Cruz-Paredes, 2013

Potrero	<p>inóculo aumenta colonización intrarradical</p> <ul style="list-style-type: none"> - Abundancia de raíces finas favorece producción de micelio - Uso de suelo con mayor longitud de micelio - Poca colonización de arbusculos 	
Cultivo	<ul style="list-style-type: none"> - Adaptabilidad de los HMA en diferentes condiciones del suelo - Incremento de P disponible reduce producción de micelio - Poca colonización de arbusculos 	Miller <i>et al.</i> , 1995

b. Respuesta de los HMA a cambios estacionales

Los HMA modifican su morfofisiología en sincronía con los cambios estacionales del sitio. En la región de Los Tuxtlas, existe una época de lluvias de junio a octubre (precipitación de 350 mm a 510 mm, aprox.) y una temporada con una marcada disminución de la precipitación que abarca los meses de diciembre a marzo-abril (precipitación de 104 mm a 340 mm, aprox.). En el Cuadro 2 se encuentran enlistados algunos de los cambios funcionales y estructurales que experimentan los HMA por el cambio en el régimen de precipitación y temperatura en cada uso de suelo.

Cuadro 2. Estudios previos de HMA realizados en Los Tuxtlas, Veracruz, durante la temporada de secas y lluvias.

Temporada seca

Uso de suelo	Atributos de los HMA	Referencia
Selva	- Incrementa producción de micelio externo	Serrano-Ysunza, 2012
	- Incrementa colonización intrarradical con la temperatura ambiental promedio	Cruz-Paredes, 2013
	- Aumenta colonización intrarradical con incremento de temperatura de suelo	Cortés-Tello, 2015
	- Incrementa colonización de arbusculos	
Bosque secundario (Acahual)	- Incrementa producción y longitud de micelio externo	Cruz-Paredes, 2013
	- Incremento colonización de arbusculos	Cortés-Tello, 2015
	- Incrementa longitud de micelio externo	Miller <i>et al.</i> , 1995
	- Incrementa colonización intrarradical	Serrano-Ysunza, 2012
	- Altas temperaturas disminuyen crecimiento de hifas	

Potrero	<ul style="list-style-type: none"> - Incrementa colonización de arbusculos - La sequía reduce biomasa de HMA - Alta temperatura en suelo reduce biomasa de HMA - Aumenta colonización intrarradical por incremento de temperatura en suelo - Uso de suelo con mayor producción de micelio externo 	Cruz-Paredes, 2013
Cultivo	<ul style="list-style-type: none"> - Incrementa longitud de micelio externo - Altas temperaturas incrementan crecimiento de hifas - Incrementa colonización de arbusculos 	Serrano-Ysunza, 2012 Cruz-Paredes, 2013

Temporada lluviosa

Uso de suelo	Atributos de los HMA	Referencia
Selva	<ul style="list-style-type: none"> - Incrementa colonización intrarradical por humedad relativa - Incremento de colonización total - Incremento de colonización por hifas y vesículas - Disminuye longitud de micelio externo 	Serrano-Ysunza, 2012 Cruz-Paredes, 2013
Bosque secundario (Acahual)	<ul style="list-style-type: none"> - Disminuye longitud de micelio externo - Incrementa colonización total - Incrementa colonización por hifas y vesículas - Incrementa producción de micelio externo - Disminuye longitud de micelio externo - Incrementa colonización por hifas y vesículas 	Cruz-Paredes, 2013
Potrero	<ul style="list-style-type: none"> - Incremento de colonización total - Incrementa colonización intrarradical - Reduce biomasa de HMA en suelo - Uso de suelo con mayor producción de micelio externo 	Serrano-Ysunza, 2012 Cruz-Paredes, 2013

Existen pocos estudios que evalúen la biomasa de los HMA dentro de un ambiente heterogéneo y complejo como el sistema de Los Tuxtlas. La investigación sobre los HMA es abundante en sistemas controlados como monocultivos o invernaderos, pero existen pocos trabajos que evalúen dos temporadas anuales diferentes y cuatro usos de suelo contrastantes entre sí, considerando las propiedades de suelo y el desempeño de otras variables fúngicas.

V. *Método*

a. Sitio de estudio

El sitio de estudio se encuentra conformado por la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” y potreros, cultivos y acahuales aledaños que se encuentran fuera de la selva conservada, dentro de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, Veracruz, ubicada en la llanura costera del Golfo de México, al sur del Estado de Veracruz; el gradiente altitudinal del sitio inicia a partir de los 200 m s.n.m. hasta los 1700 m s.n.m. aproximadamente. Geográficamente, la estación biológica se encuentra entre los 18° 00’ y 18° 43’ de latitud norte y 94° 40’ a 95° 30’ de longitud oeste (Soto y Gama, 1997).

1. *Clima y variación temporal*

La región de “Los Tuxtlas” presenta un clima cálido A y semicálido A(C); el clima más húmedo Af (m) se localiza en las partes altas de la sierra mientras que en las partes bajas existe el clima Am. La temperatura media anual en estación varía de los 24°C a los 26°C, la temperatura máxima promedio oscila entre 34°C y 36°C en el mes de mayo, mientras que la temperatura mínima promedio oscila entre 10°C y 14°C en el mes de enero. La precipitación total anual es de 3 000 a 4 000 mm en las regiones del este y noreste. Un dato importante para la sierra de “Los Tuxtlas” es que existen dos tipos de perturbaciones atmosféricas importantes a lo largo del año, los ciclones tropicales (incrementan humedad del ambiente y microclima) y las masas de aire frío provenientes del norte de los Estados Unidos y sur de Canadá (ocasionan un descenso en la temperatura y presencia de lluvia invernal) (Soto y Gama, 1997).

2. Usos del suelo.

El tipo de vegetación dominante corresponde a una selva alta perennifolia (Figura 4), compuesta por árboles gruesos, junto con los arbustos, lianas, palmas y las epífitas son los principales componentes de la estructura y fisonomía vegetal. Hay una mayor diversidad de especies herbáceas (30%), después de las trepadoras (19%), arbustos (18%), árboles (17%) y por último las epífitas (16%) (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). El estrato arbóreo alcanza una altura de entre 30 m a 35 m con individuos ocasionales con una altura por arriba de los 40 m. En esta región hay zonas perturbadas y son producto de actividades antropogénicas; entre estas actividades están las agropecuarias, además de acahuales y pastizales y vegetación en procesos de sucesión secundaria (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). De manera general, se pueden distinguir diversos tipos de vegetación; selva alta perennifolia (11,013 ha), selva mediana perennifolia (19,959 ha), bosque mesófilo de montaña (10,770 ha), bosque de encino (1,065 ha), bosque de pino (2,034 ha), sabana (9,357 ha), selva baja perennifolia inundada (504 ha), manglar (523 ha), dunas costeras (238 ha), acahuales, potreros y cultivos.



Figura 4. *Selva alta*. Compuesta por selva alta perennifolia y selva mediana perennifolia.

Los *acahuales* o bosque secundario (19,520 ha) son sitios que se encuentran en un estado sucesional de la selva, es decir, es un sitio perturbado donde ya no se llevan a cabo actividades de agricultura o ganadería (Figura 5). La composición florística de los acahuales es muy variable y depende de la influencia de la vegetación circundante y el tiempo de abandono (Purata, 1986); generalmente se separan en dos etapas, regeneración (acahuales jóvenes, abandono ≤ 5 años) o recuperación (acahuales maduros, abandono > 5 años).



Figura 5. *Acahuales*. Bosque secundario en sucesión, la composición florística varía de acuerdo con la edad de abandono del sitio. Pueden encontrarse cabezas de ganado pastando ocasionalmente.

Los *potreros* son sitios donde se llevaba a cabo el pastoreo de ganado vacuno y bovino principalmente, se lleva a cabo el cultivo de maíz, frijol, chile, cacahuate, piña y de diferentes plantas de importancia económica de manera ocasional, pueden ser creados talando directamente la selva (Figura 6). Poseen una alta riqueza de especies debido a su gran extensión, el contacto con los otros elementos del paisaje (selva, acahual, cultivos), arbolado, humedad del terreno, efecto de ramoneo, uso de fertilizantes, insecticidas, herbicidas, corte de vegetación y diversidad de recursos; el tipo de pasto que

predomina en los potreros de todos los sitios de muestreo es el insurgente o *Brachiaria brizantha* (Hochst. Ex A. Rich.) Stapf (1919) y es de origen africano.



Figura 6. *Potreros*. En estas zonas predomina una sola especie de pasto introducido, las cabezas de ganado pastan libremente. Hay una menor densidad de árboles de talla alta (>20 m) a comparación con la selva y los acahuales.

Los *cultivos* que dominan la zona alta de la sierra son de caña de azúcar y tabaco, también existen cultivos de árboles frutales como mango, aguacate, plátano y cítricos; en las zonas de transición selva-acahual es común el cultivo de café de sombra (Figura 7). El cultivo que ocupa mayor superficie es el de maíz, con algunas pequeñas plantaciones de temporal de chile, sandía y calabaza.



Figura 7. *Cultivos*. Los cultivos de la zona son de temporal, el tipo de cultivo varía de acuerdo con los intereses y necesidades de los pobladores. Se aplican fertilizantes químicos y herbicidas sin un control o plan de manejo ambiental.

3. Características físicas y químicas por uso de suelo y temporada

Los suelos de “Los Tuxtlas” se desarrollan sobre materiales de origen volcánico, en la zona existen luvisoles, acrisoles, andosoles, feozems y vertisoles. Generalmente tienen textura arcillosa (con más del 75% de arcillas), franco arcillosa arenosa, franco arcillosa y franca. Los colores del suelo van de rojo a rojo amarillento debido al lavado de minerales ferromagnesianos, colores pardos por presencia de óxidos de hierro y una gama de colores como el pardo amarillento, pardo oscuro y pardo grisáceo, todos con un pH ácido o menor a 7, con bajos contenidos de materia orgánica, nitrógeno total y de cationes intercambiables, principalmente de sodio y potasio (Campos, 2004). La mayor parte de estos suelos presenta pedones profundos, pero en las partes altas hay sitios pedregosos que contienen poca materia orgánica; el pH varía entre 5.3 a 6.7 y la capacidad de intercambio catiónico oscila entre 17.7 y 29.9. Las arcillas predominantes son de tipo 1:1, con el medio rico en Ca^{2+} y Mg^{2+} , los suelos también presentan altas concentraciones de aluminio de forma intercambiable, calcio y alófanos, además de nitrógeno y fósforo total, sin embargo, es pobre en fósforo disponible (Sommer-Cervantes *et al.* 2003). Se han identificado varios tipos de suelo pero el más común es de tipo Andosol, los cuales presentan textura franco arenosa de origen volcánico, se encuentran en la zona alta de la estación, son ligeramente ácidos (pH de 6.0 a 6.5) con una retención de fósforo mayor al 90% y con valores de materia orgánica de 11.1% a 7% en el suelo superficial y de 1.2% a 2.1% para los horizontes A y B, el fósforo se encuentra fuertemente retenido por la fracción coloidal (Sommer-Cervantes *et al.* 2003).

En la región de Los Tuxtlas existe un mosaico muy heterogéneo de vegetación y uso de suelo, las propiedades fisicoquímicas del suelo varían de acuerdo con el uso; en los Cuadros 3 y 4 se presentan el cambio que tienen las propiedades fisicoquímicas para cada uso del suelo. Los datos sobre las propiedades fisicoquímicas para cada uso de suelo fueron obtenidos por Acevedo-Rojas (2017) durante la temporada de lluvias 2014 y la temporada de secas 2015. En la temporada de lluvias 2014 los cultivos

siempre tuvieron los valores más bajos en casi todas las variables, excepto en Nt y Nitratos del suelo. La selva y los acahuales mostraron valores similares en casi todas las variables, pero se pueden diferenciar de manera significativa de los potreros y cultivos.

Cuadro 3. *Propiedades fisicoquímicas de los usos de suelo durante la temporada de lluvias.* En la tabla se observan los valores promedio (\pm error estándar) que se obtuvieron en los análisis de suelo. CH=contenido hídrico, DA=densidad aparente, pH=potencial de hidrógeno, Ct=carbono total, MO=materia orgánica, Nt= nitrógeno total, P=fósforo. Datos de Acevedo-Rojas (2017).

Lluvias 2014	Selva	Acahual	Potrero	Cultivo
CH ($g H_2O^{-1} cm^3$)	0.48 (± 0.02)	0.46 (± 0.01)	0.42 (± 0.02)	0.33 (± 0.01)
DA ($g suelo^{-1} cm^3$)	0.83 (± 0.4)	0.87 (± 0.5)	0.96 (± 0.5)	1.11 (± 0.9)
pH	6.1 (± 0.16)	5.9 (± 0.1)	5.81 (± 0.09)	5.4 (± 0.06)
% Ct	5 (± 1.1)	5.7 (± 1.2)	3.7 (± 0.3)	3.5 (± 0.2)
% MO	7.7 (± 1.04)	7.8 (± 0.6)	6.1 (± 0.5)	5.92 (± 0.3)
% Nt	0.39 (± 0.06)	0.42 (± 0.04)	0.32 (± 0.03)	0.33 (± 0.01)
P ($mg kg^{-1}$)	3.05 (± 1.05)	2.87 (± 0.8)	1.72 (± 0.5)	0.82 (± 0.1)
NO ₃ ($mg kg^{-1}$)	15.33 (± 1.7)	13.76 (± 0.7)	6.52 (± 0.7)	9.2 (± 0.7)
NH ₄ ($mg kg^{-1}$)	27.8 (± 1.5)	28.3 (± 2.1)	22.48 (± 1.8)	23.27 (± 2.1)
Textura ($mg kg^{-1}$)	Franco arcillosa	Arcillosa	Arcillosa	Arcillosa
Color	Café Rojizo Oscuro	Rojo Oscuro	Rojo Oscuro	Rojo Oscuro

En la temporada de secas del 2015, los valores de las propiedades físicas y químicas del suelo fueron menores que en la temporada lluviosa, mientras que en las áreas de cultivo siempre hubo valores bajos en la mayoría de las variables, excepto en los contenidos de nitrato y la densidad aparente.

Cuadro 4. *Propiedades fisicoquímicas de los usos de suelo durante la temporada de secas.* En la tabla se observan los valores promedio (\pm error estándar) que se obtuvieron en los análisis de suelo. CH=contenido hídrico, DA=densidad aparente,

pH=potencial de hidrógeno, Ct=carbono total, MO=materia orgánica, Nt= nitrógeno total, P=fósforo. Datos de Acevedo-Rojas (2017).

Secas 2015	Selva	Acahual	Potrero	Cultivo
CH ($g H_2O^{-1} cm^3$)	0.49 (± 0.05)	0.46 (± 0.03)	0.42 (± 0.04)	0.33 (± 0.03)
DA ($g suelo^{-1} cm^3$)	0.9 (± 0.01)	0.85 (± 0.1)	0.9 (± 0.5)	1.07 (± 0.8)
pH	5.7 (± 0.15)	5.8 (± 0.1)	5.8 (± 0.1)	5.32 (± 0.1)
% Ct	4.3 (± 0.3)	4.3 (± 0.3)	3.82 (± 0.3)	3.48 (± 0.2)
% MO	7.34 (± 0.6)	8.8 (± 1.04)	7.2 (± 0.8)	5.04 (± 0.5)
% Nt	0.39 (± 0.03)	0.44 (± 0.06)	0.35 (± 0.03)	0.32 (± 0.01)
P ($mg kg^{-1}$)	1.41 (± 0.32)	2.48 (± 1.1)	1.51 (± 0.2)	1.3 (± 0.1)
NO ₃ ($mg kg^{-1}$)	21.06 (± 1.31)	28.45 (± 3.61)	11.63 (± 2.3)	23.74 (± 3.6)
NH ₄ ($mg kg^{-1}$)	29.16 (± 1.2)	32.15 (± 3.2)	32.54 (± 2.9)	27.71 (± 0.75)
Textura	Franco arcillosa	Arcillosa	Arcillosa	Arcillosa
Color	Café Muy Oscuro	Café Oscuro	Café Rojizo Oscuro/Café Oscuro	Café Muy Oscuro

Los datos de las variables *longitud de micelio extrarradical* y *colonización intrarradical* de HMA fueron obtenidos por Becerril-Pombo (2017) y Casariego-Martínez (2017) por uso de suelo y temporada (Cuadro 5).

Cuadro 5. *Longitud de micelio y colonización intrarradical*. En este cuadro la información se divide por temporadas y uso de suelo. Se representan los valores promedio (\pm error estándar).

		Selva	Acahual	Potrero	Cultivo
Longitud de micelio m/g suelo	<i>Lluvias</i>	8.4 (± 0.6)	8.1 (± 0.9)	16.9 (± 1.2)	4.6 (± 0.2)
	<i>Secas</i>	9.8 (± 0.3)	11.4 (± 0.7)	12.5 (± 0.9)	7.3 (± 0.6)
Colonización intrarradical %	<i>Lluvias</i>	64.9 (± 1.4)	65.4 (± 4.2)	88 (± 1.2)	91.5 (± 1.4)
	<i>Secas</i>	62.5 (± 3.1)	67.2 (± 3.3)	91.7 (± 1.5)	82.7 (± 1.2)

b. Muestreo

1. *Sitios y obtención de muestras de suelo*

Para la obtención de las muestras se realizó un muestreo aleatorio por parcelas que coinciden con los sitios de estudio de Acevedo-Rojas (2017). Cada uso de suelo (selva, acahual, potrero y cultivo) fue representado por cinco parcelas de 0.1 h de área total (1 000 m²) y de cada parcela se obtuvieron cinco muestras de suelo de 100g, solo de la profundidad de 10-15cm debajo del suelo, obteniendo un total de 100 muestras de suelo por temporada (lluvias agosto 2014 y secas abril 2015). Los datos de desempeño fúngico fueron obtenidos por Becerril-Pombo (2017) y Casariego-Martínez (2017) a partir de la cuantificación de las variables de longitud de micelio total y porcentaje de colonización intrarradical (Cuadro 5).

En la Figura 8 podemos observar el mapa del sitio con la distribución y localización de las parcelas de trabajo utilizadas para el estudio, se debe recordar que algunas parcelas de trabajo no se encuentran dentro de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtles” y fueron rentadas o pedidas prestadas a los pobladores locales que administran las tierras ejidales. Es importante mencionar que las prácticas de cultivo y técnicas para arar la tierra varían entre los propietarios, así como el uso de fertilizantes orgánicos y/o químicos. La aplicación de pesticidas y herbicidas es común en los potreros y cultivos, no existe un control riguroso en la aplicación de dichos productos y su impacto en la biota del suelo en sitios perturbados y no perturbados aún se desconoce. Las parcelas ubicadas en la selva se encuentran ubicadas entre senderos bien delimitados y tienen un estado de conservación similar entre ellas. Las parcelas de trabajo ubicadas dentro de los acahuales poseen tiempos diferentes de abandono, algunos animales de los pobladores se alimentan de las diversas hierbas y arbustos que predominan en este uso de suelo y es común que se encuentren rodeadas de potreros o selva.

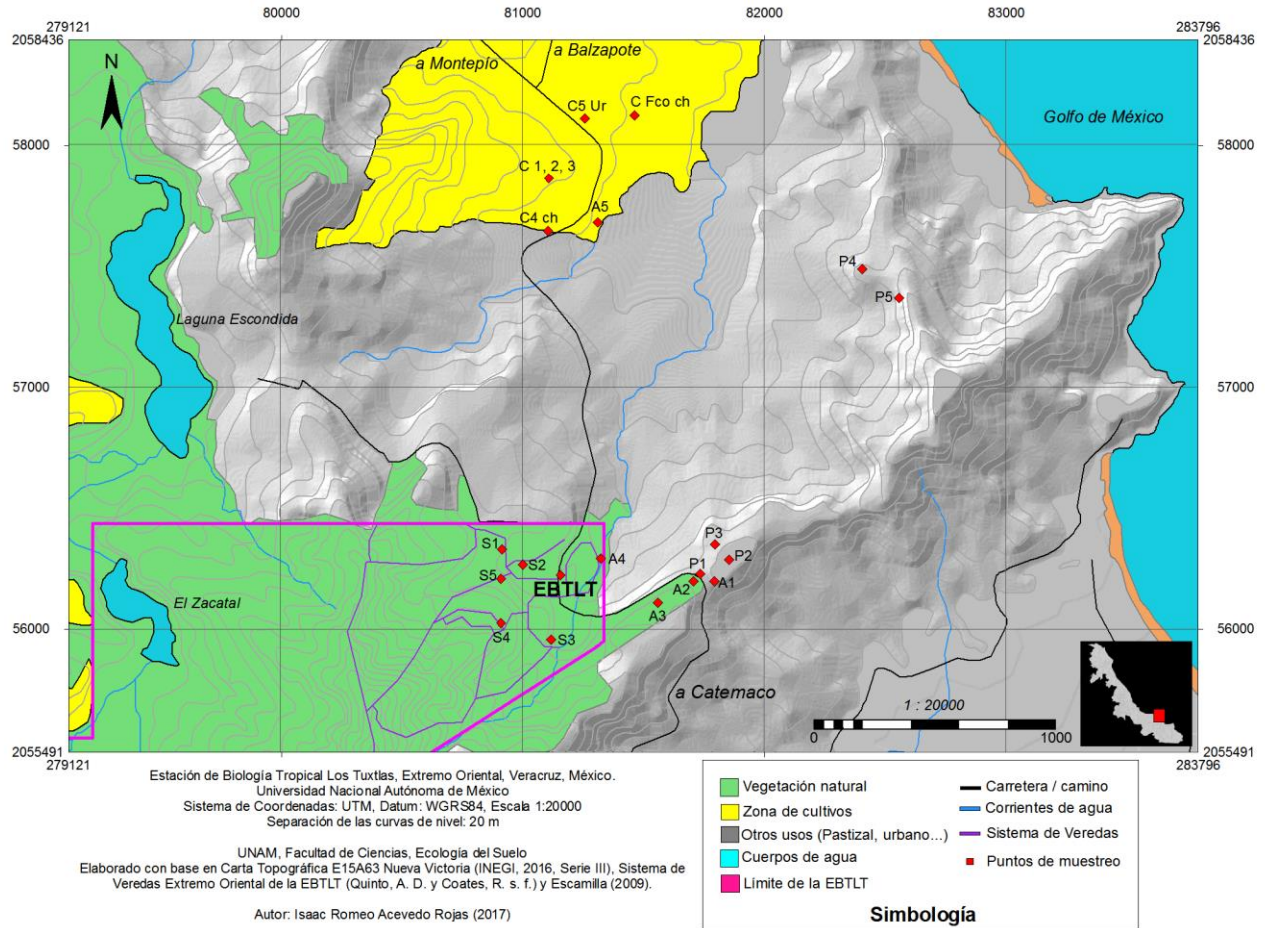


Figura 8. Mapa con los puntos de muestreo que se distribuyen dentro y en las cercanías de la estación de biología tropical en Los Tuxtlas. EBTTL= Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, S=selva, A=acahual, P=potrero y C=cultivo. Obtenido de Acevedo-Rojas (2017).

2. Preparación de muestras y obtención de ácidos grasos totales

Las muestras que se obtuvieron en campo fueron tamizadas, liofilizadas y empacadas para ser analizadas en el Laboratorio de Química Analítica y Metabólica (QUAM) del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES), Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia, Michoacán. El método que se utilizó para la extracción de ácidos grasos se encuentra descrito en el Anexo 1 al final del documento y fue implementada por Sasser (1990).

3. Estimación de biomasa a partir de ácidos grasos totales

Para la separación, identificación y cuantificación del ácido graso 16:1 ω 5, característico de los HMA, se utilizó un cromatógrafo de gases; en el Cuadro 6 se describen las características y el método programado en los comandos operativos del sistema del cromatógrafo.

Cuadro 6. *Características del cromatógrafo de gases.* Método programado en el cromatógrafo de gases para hacer la lectura de las 200 muestras de ácidos grasos que se extrajeron del suelo.

Detector FID	
<i>Inyección de volumen</i>	2 ul
<i>Inlet</i>	250 °C
<i>Modo</i>	Presión constante
<i>Presión</i>	9 psi
<i>Split</i>	100:1
<i>Columna</i>	ULTRA-2 de 25 m X 0.20 mm X 0.33 um
<i>Aire</i>	400 ml/min
<i>H₂</i>	30 ml/min
<i>Make up (N₂)</i>	30 ml/min
<i>Temperatura del horno</i>	170-300 °C
<i>Programa de horno</i>	Temp. inicial 50°C, ramp rate 10 min, set 150-280°C máx.

Para transformar los valores relativos obtenidos en el cromatógrafo de gases, relativizar el estándar con las muestras y expresar los datos en valores absolutos se utilizó la siguiente fórmula:

$$\frac{\% \text{ de ácido graso}}{\% \text{ de estándar interno}} \times \frac{\text{nanomoles de estándar interno}}{\text{gramos de suelo seco usados}}$$

* Los resultados de concentración para ácidos grasos se expresan en nano moles * g⁻¹ de suelo.

Algunos trabajos consideran que el ácido graso 16:1 ω 5 podría no ser un ácido graso exclusivo de los hongos micorrizógenos arbusculares y puede estar presente en bacterias (Walker, 1969; Nichols *et al.*, 1986; Olsson *et al.*, 1999; Ronn *et al.*, 2002; Allison y Miller, 2004). Esto sugiere que la concentración total del ácido graso en cuestión podría ser una mezcla que no solo proviene de los HMA y es posible que tenga aportes de otros grupos funcionales del suelo como las bacterias gram positivas y gram negativas, así como actinobacterias e incluso otros grupos de hongos en el suelo. En este caso se realizaron correlaciones entre la concentración del ácido graso 16:1 ω 5 y la concentración de otros ácidos grasos característicos de los grupos funcionales mencionados para determinar que tanto depende el ácido graso 16:1 ω 5 al comportamiento de otros ácidos grasos provenientes de grupos funcionales bacterianos y otros tipos de hongos en general que se encuentran en el suelo; los resultados se encuentran en el Anexo 2. Las correlaciones fueron significativas pero débiles (valor $r < 0.5$), lo cual indica que los ácidos grasos cuantificados probablemente pertenezcan a las partes neutras y resistentes de reserva (NLFA) de esporas o micelio del suelo y no tanto a grupos bacterianos que solo pueden producir ácidos grasos metabólicamente activos (PLFA), que se desnaturalizan y degradan con mayor rapidez a comparación con los NLFA de los HMA del suelo.

4. Análisis de datos

Se realizó una prueba de normalidad Shapiro-Wilk a los datos de ácidos grasos, variables de desempeño fúngico y propiedades físicas y químicas del suelo; en este caso, solo los datos numéricos de ácidos grasos de HMA fueron transformados a su logaritmo natural para su normalización. Luego se aplicó un análisis de varianza de dos vías (ANOVA) para saber si había diferencias significativas entre los usos de suelo y la temporalidad; para conocer las diferencias significativas entre los usos de suelo se aplicó una prueba *post-hoc* de Tukey ($p \leq 0.05$).

Después se realizaron correlaciones de Spearman ($p \leq 0.05$) entre la concentración de ácidos grasos de HMA en el suelo, las variables de HMA y las propiedades físicas y químicas de cada uso de suelo.

Al final se aplicó un método multivariado (Análisis de Componentes Principales ACP) para conocer cuáles son las variables que más contribuyen a la varianza de los datos en cada uso de suelo por temporada. Las variables se agruparon en dos grupos, factores bióticos de los HMA (porcentaje de colonización total, longitud total de micelio y concentración de ácidos grasos en el suelo) y propiedades del suelo (contenido hídrico, pH, C total, N total, P, NH_4 y NO_3); las variables que se seleccionaron para explicar la variabilidad en los componentes principales cumplen con un valor de correlación mayor a 0.70 en cada caso. Los porcentajes de contribución en cada eje se obtuvieron a partir de los valores propios multiplicados por la contribución de la variable. Los valores de correlación de cada variable por eje necesarios para identificar variables más importantes para el análisis de componentes principales se encuentran en el Anexo 3.

Todas las pruebas fueron realizadas en el paquete estadístico STATISTICA versión 12.

VI. Resultados

a. Cambio de uso de suelo y ácidos grasos totales de HMA

El análisis de varianza no indicó diferencias significativas para la concentración del ácido graso 16:1 ω 5 entre las temporadas de lluvias 2014 y secas 2015 ($F_{1, 192}=1.821$; $p=0.179$), (Figura 9).

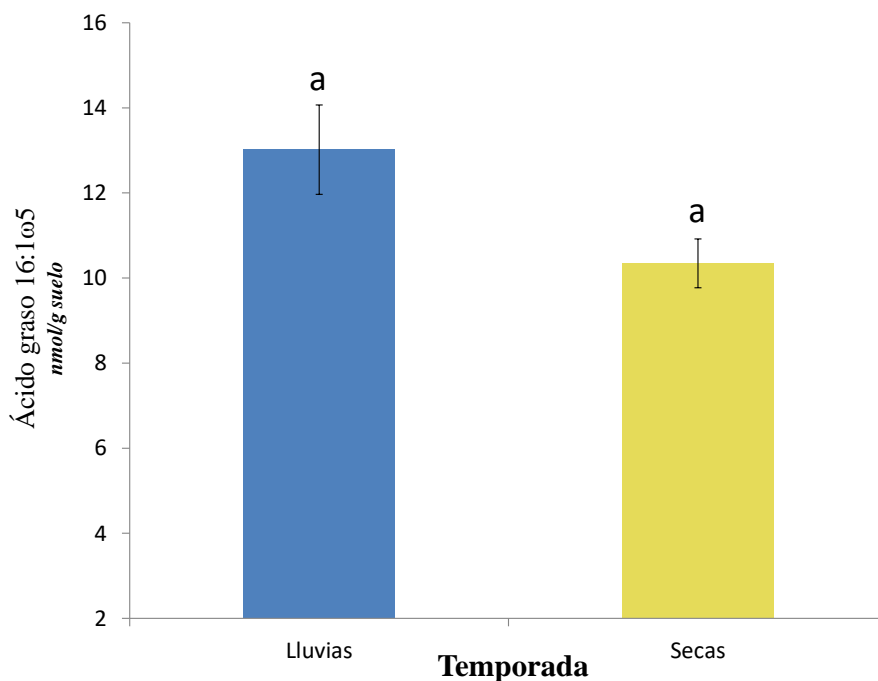


Figura 9. Concentración en el suelo del ácido graso 16:1 ω 5 de HMA por temporada. En ambas temporadas los valores de concentración del ácido graso 16:1 ω 5 indican el valor promedio (\pm error estándar). No hubo diferencias significativas.

Cuando se compararon los usos de suelo independientemente de la temporada, el análisis de varianza indicó que existen diferencias significativas en la concentración del ácido graso 16:1 ω 5 ($F_{3, 192}=9.723$; $p=0.0001$), siendo el *potrero* el que presentó los valores más altos, seguido por el *acahual*, después por *cultivo* y por último la *selva* como se observa en la Figura 10.

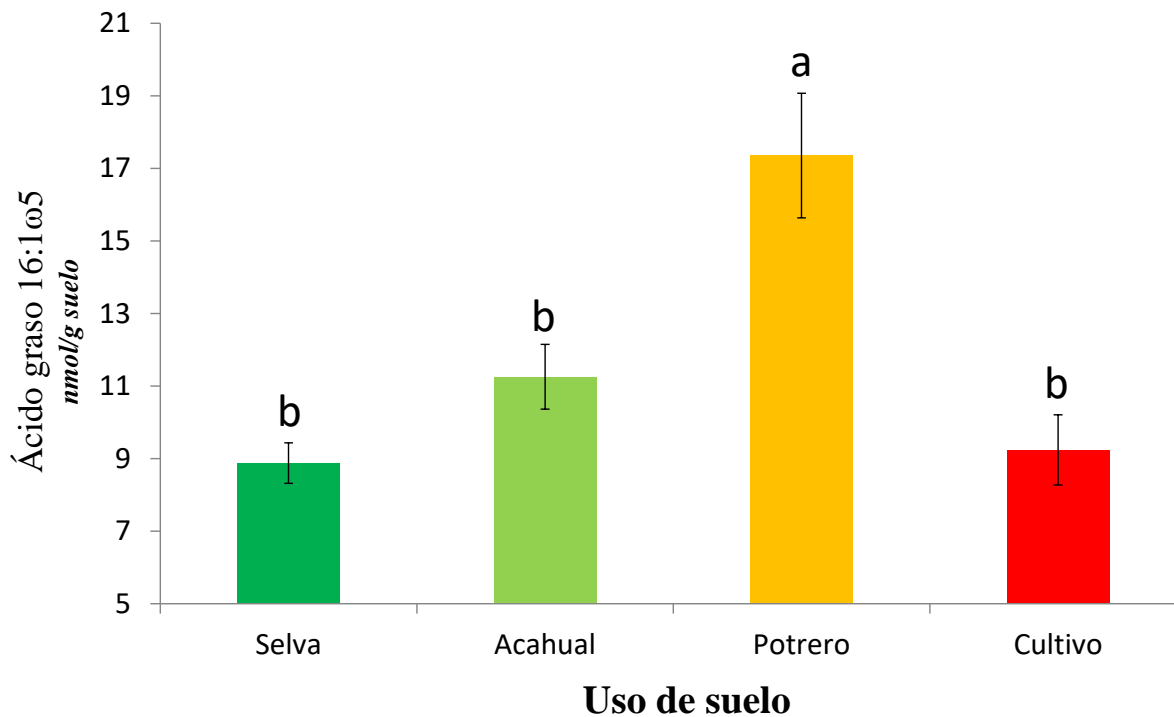


Figura 10. Concentración en el suelo del ácido graso 16:1 ω 5 de HMA por uso de suelo. Los valores de concentración del ácido graso 16:1 ω 5 expresan el valor promedio (\pm error estándar). Letras diferentes indican diferencias significativas de acuerdo a Tukey ($p < 0.05$). Potrero=amarillo, acahual=verde claro, selva=verde oscuro y cultivo=rojo.

La prueba de Tukey indicó que existen diferencias significativas en la concentración del ácido graso 16:1 ω 5 entre los usos de suelo ($F_{3, 192}=1.77$; $p=0.05$). El potrero en la temporada de lluvias tuvo el valor promedio más alto de ácido graso 16:1 ω 5 con 21.47 nmol/g suelo (± 2.9), mientras que la selva durante la temporada de lluvias tuvo el valor promedio más bajo de 8.37 nmol/g suelo (± 0.76) (Figura 11).

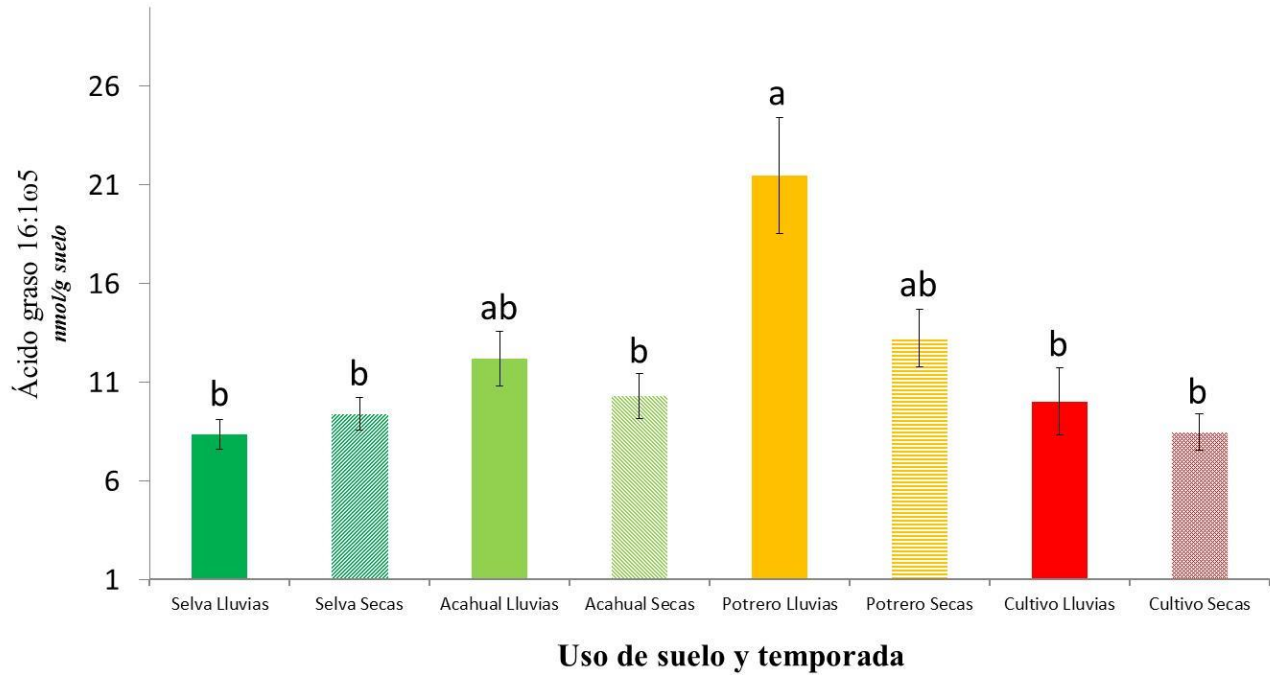


Figura 11. Prueba post-hoc de Tukey para la concentración en el suelo del ácido graso 16:1 ω 5 de HMA por uso de suelo y temporada. Los valores de concentración del ácido graso 16:1 ω 5 indican el valor promedio (\pm error estándar). Letras diferentes indican diferencias significativas de acuerdo a Tukey ($p < 0.05$). *Potrero*=amarillo, *acahual*=verde claro, *selva*=verde oscuro y *cultivo*=rojo.

b. Correlaciones entre variables bióticas y abióticas por temporadas

Las correlaciones de Spearman indicaron que durante la temporada de lluvias 2014 la longitud total de micelio (TL/1000) y la concentración del ácido graso 16:1 ω 5 tuvieron una correlación positiva ($r=0.38$; $p=0.002$); el *potrero* tuvo los valores promedio más altos en ambas variables y el *cultivo* tuvo los valores más bajos de longitud de micelio y de ácidos grasos (Figura 12).

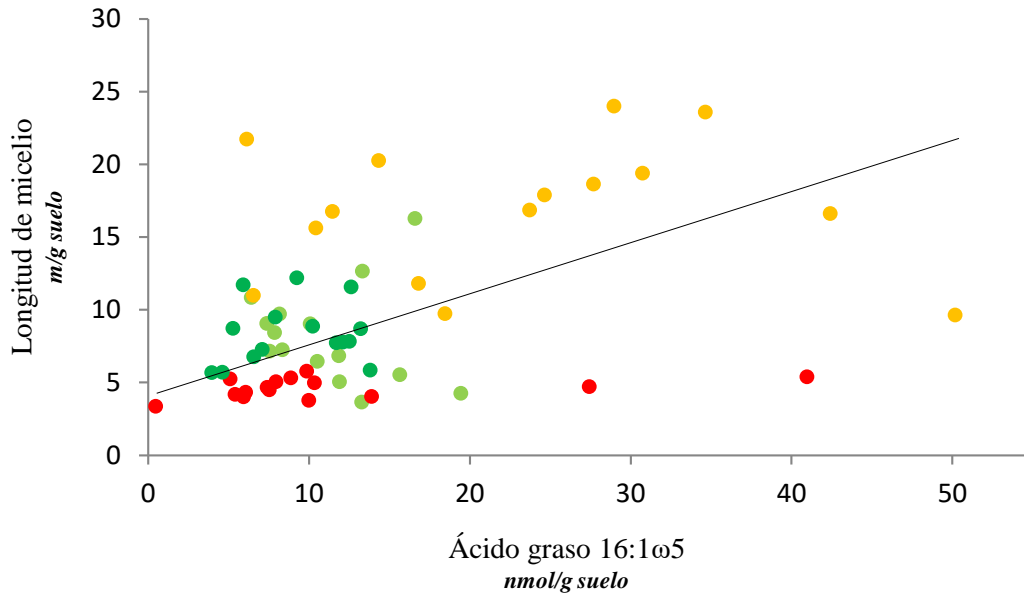


Figura 12. Correlación entre longitud de micelio total y la concentración del ácido graso 16:1ω5. Lluvias 2014. Potrero=amarillo, acahual=verde claro, selva=verde oscuro y cultivo=rojo.

En el caso de las propiedades químicas del suelo, el N total tuvo una correlación negativa con la concentración del ácido graso 16:1ω5 ($r=-0.34$; $p=0.007$), el *potrero* tuvo el valor promedio más alto de ácido graso 16:1ω5, la *selva* y el *acahual* tuvieron los valores más altos de N total y el *cultivo* tuvo los valores promedio más bajos en ambas variables, a pesar de que dos sitios tengan una alta concentración de HMA (Figura 13).

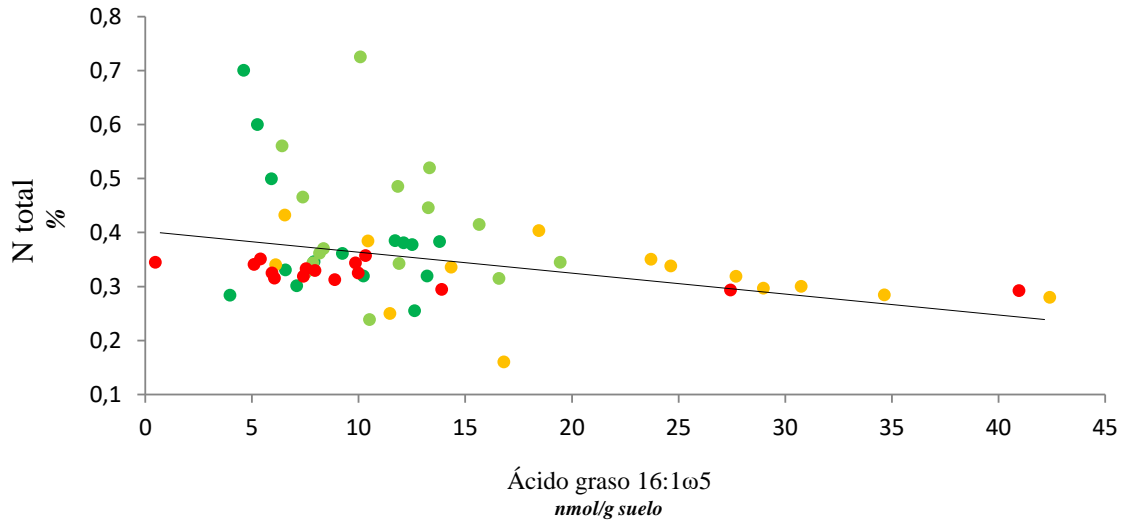


Figura 13. Correlación entre el porcentaje de N total y la concentración del ácido graso 16:1ω5. Lluvias 2014. Potrero=amarillo, acahual=verde claro, selva=verde oscuro y cultivo=rojo.

El nitrato (NO_3) y amonio (NH_4) tuvieron una correlación negativa con la concentración del ácido graso 16:1ω5 ($r=-0.26$; $p=0.04$) y ($r=-0.37$; $p=0.003$), respectivamente. En ambas variables los usos de suelo tuvieron un comportamiento similar, es decir, cuando la concentración de nitrato o amonio son menores, la concentración del ácido graso 16:1ω5 es mayor. Por otra parte, las concentraciones más altas de nitrato o amonio fueron medidas en la selva y en los acahuales; las concentraciones más altas de ácidos grasos totales fueron registradas en el potrero (Figuras 14 y 15).

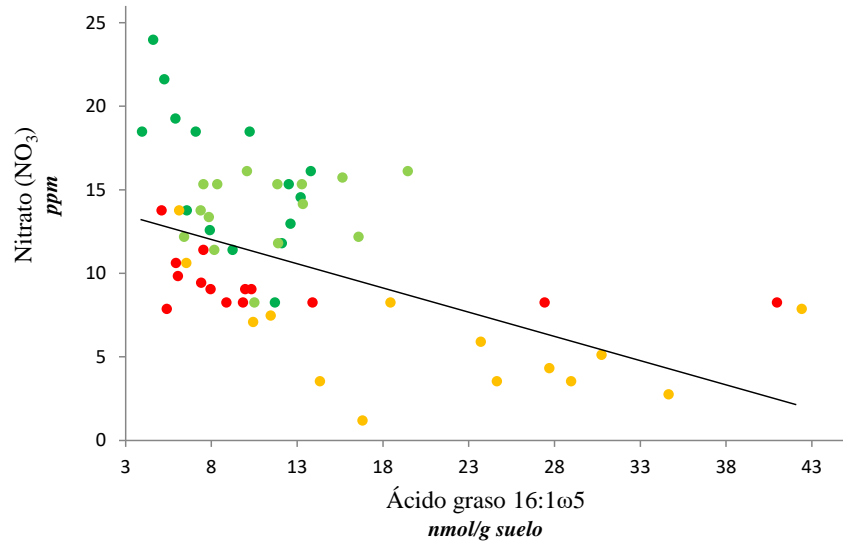


Figura 14. Correlación entre el Nitrato y la concentración del ácido graso 16:1 ω 5. Lluvias 2014. Potrero=amarillo, acahual=verde claro, selva=verde oscuro y cultivo=rojo.

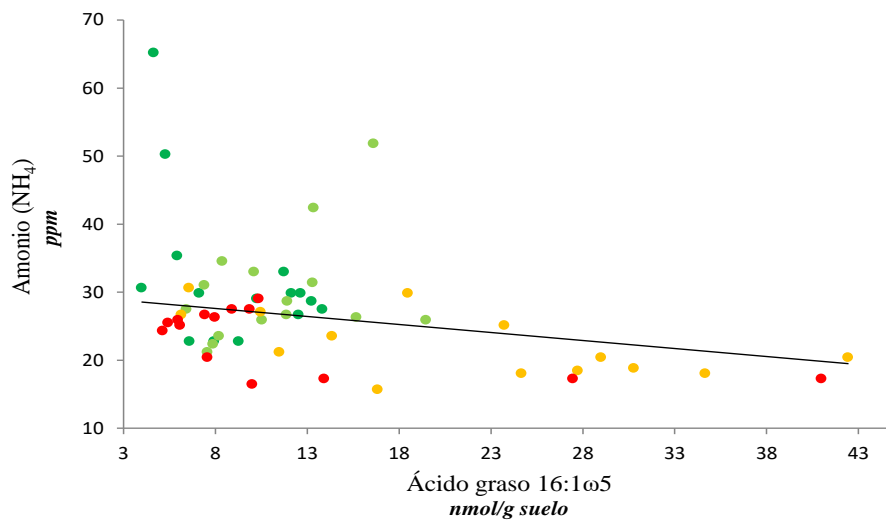


Figura 15. Correlación entre el Amonio y la concentración del ácido graso 16:1 ω 5. Lluvias 2014. Potrero=amarillo, acahual=verde claro, selva=verde oscuro y cultivo=rojo.

Durante la temporada de secas 2015, la longitud total de micelio y la concentración del ácido graso 16:1 ω 5 tuvieron una correlación positiva ($r = 0.26$; $p = 0.047$) (Figura 16).

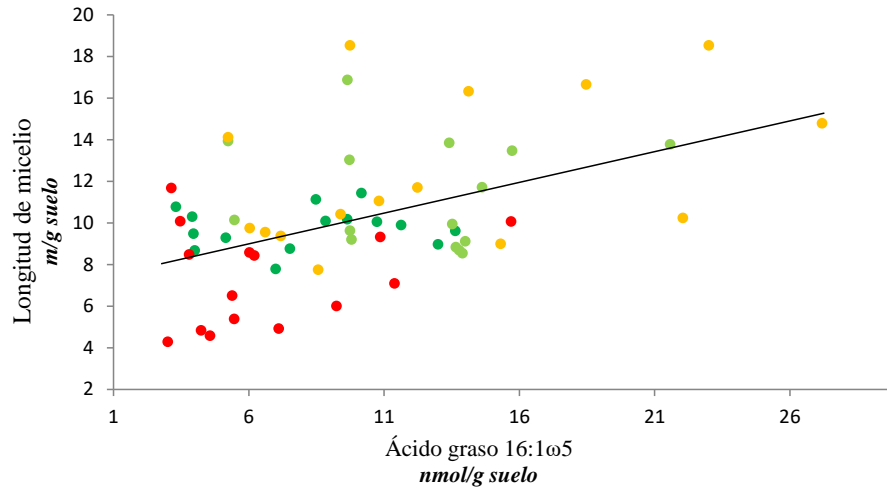


Figura 16. Correlación entre longitud de micelio total y la concentración del ácido graso 16:1ω5. Secas 2015. Potrero=amarillo, acahual=verde claro, selva=verde oscuro y cultivo=rojo.

Para las variables del suelo, el pH del suelo y la concentración del ácido graso 16:1ω5 tuvieron una correlación positiva ($r=0.37$; $p=0.004$); en este caso podemos observar claramente que los *cultivos* poseen los suelos más ácidos y la menor concentración de ácidos grasos, mientras que el suelo de los *potreros*, *selva* y *acahuales* tienden a un pH más neutro (Figura 17).

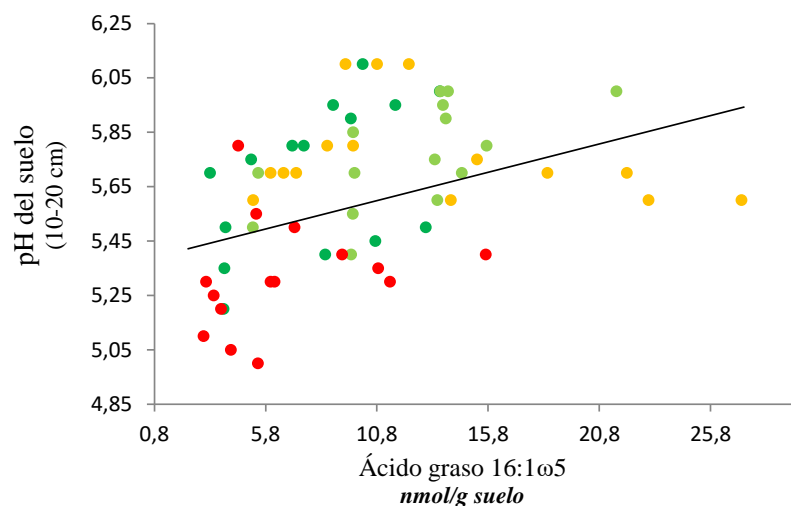


Figura 17. Correlación entre pH del suelo y la concentración del ácido graso 16:1ω5. Secas 2015. Potrero=amarillo, acahual=verde claro, selva=verde oscuro y cultivo=rojo.

Las variables nitrato (NO_3) y concentración del ácido graso 16:1 ω 5 tuvieron una correlación negativa ($r=-0.27$; $p=0.03$) (Figura 18).

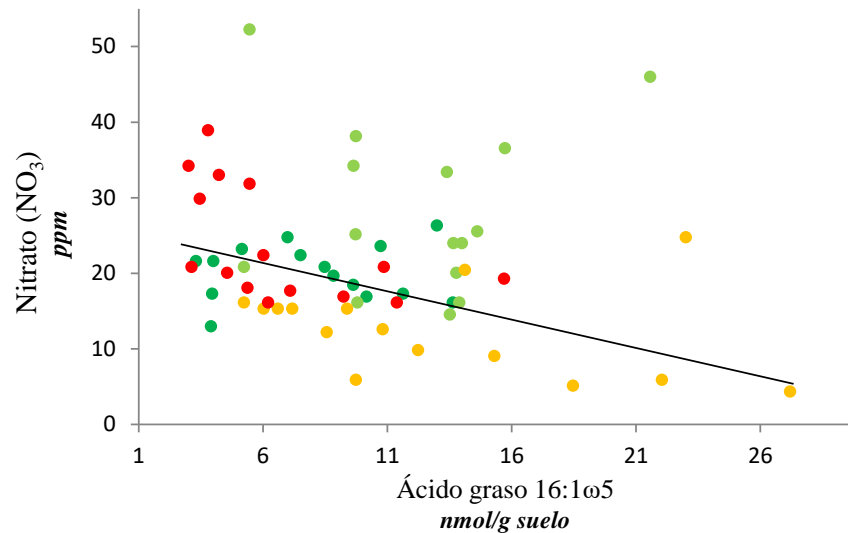


Figura 18. Correlación entre el Nitrato y la concentración del ácido graso 16:1 ω 5. Secas 2015. Potrero=amarillo, acahual=verde claro, selva=verde oscuro y cultivo=rojo.

Las variables porcentaje de colonización total, contenido hídrico, porcentaje de C total, porcentaje de MOS y fósforo, no tuvieron correlación con la concentración de ácido graso 16:1 ω 5 en ninguna temporada y en ningún uso de suelo

c. Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales (ACP) indicó que durante la temporada de lluvias 2014 las variables bióticas que tuvieron una correlación $\geq 70\%$ y que contribuyen en mayor proporción para explicar la variación de los datos fueron la longitud de micelio total, la concentración del ácido graso 16:1 ω 5 y el porcentaje de colonización intrarradical. Los dos primeros componentes tuvieron un porcentaje de contribución del 20.4% a la variación total de los datos; todas las variables tuvieron

valores negativos de correlación. El componente 1 tuvo un porcentaje de contribución del 12.89 % a la variación total, el componente 2 tuvo una contribución del 7.51 % (Figura 19).

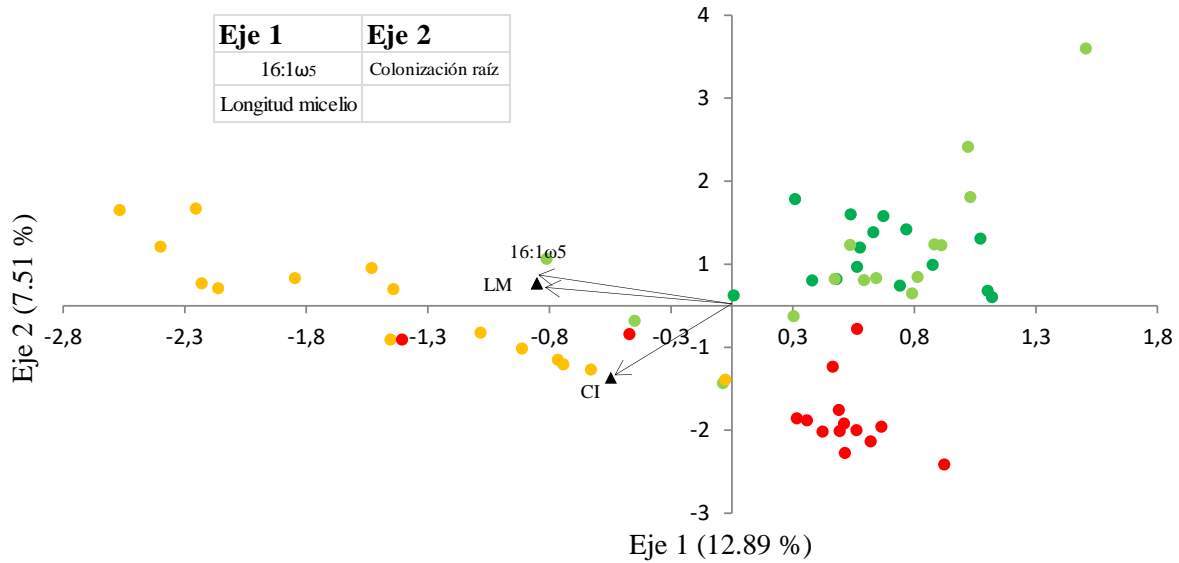


Figura 19. Análisis de componentes principales de variables bióticas para la temporada de Lluvias. Puntos color verde oscuro = selva, verde claro = acahual, amarillo = potrero, cultivos = rojo. Los triángulos negros = variables y su disposición en los componentes (LM=longitud de micelio, 16:1ω5=ácido graso de HMA, CI=Colonización intrarradical).

En el Cuadro 7 se puede apreciar el desglose del porcentaje de contribución de las variables en cada componente.

Cuadro 7. Valores propios, porcentaje de variación acumulativo, porcentaje de varianza total y valores de vectores propios de los componentes 1 y 2 para las variables bióticas de la temporada de Lluvias.

	Componente 1	Componente 2
Valores propios	1.54	0.89
% de variación acumulativa	51.23	81.13
% de varianza total	51.2	29.8
Vectores propios		
Longitud de micelio total (m/g suelo)	-0,648188	0,279379

Ácido graso 16:1 ω 5 (nmol/g suelo)	-0,646739	0,289090
Colonización intrarradical (%)	-0,401971	-0,915628

Durante la misma temporada de lluvias 2014, las variables abióticas que tuvieron una correlación $\geq 70\%$ y que contribuyen en mayor proporción para explicar la variación de los datos fueron el contenido hídrico, pH del suelo, C total, N total, nitrato (NO_3), amonio (NH_4) y P del suelo. Los dos primeros componentes tuvieron un porcentaje de contribución del 42.35 % a la variación total de los datos. Todas las variables tuvieron valores negativos de correlación excepto el P del suelo, el cual tuvo una correlación positiva en el segundo eje. El componente 1 tuvo un porcentaje de contribución del 38.79 % y el componente 2 tuvo una contribución del 3.56 % (Figura 20).

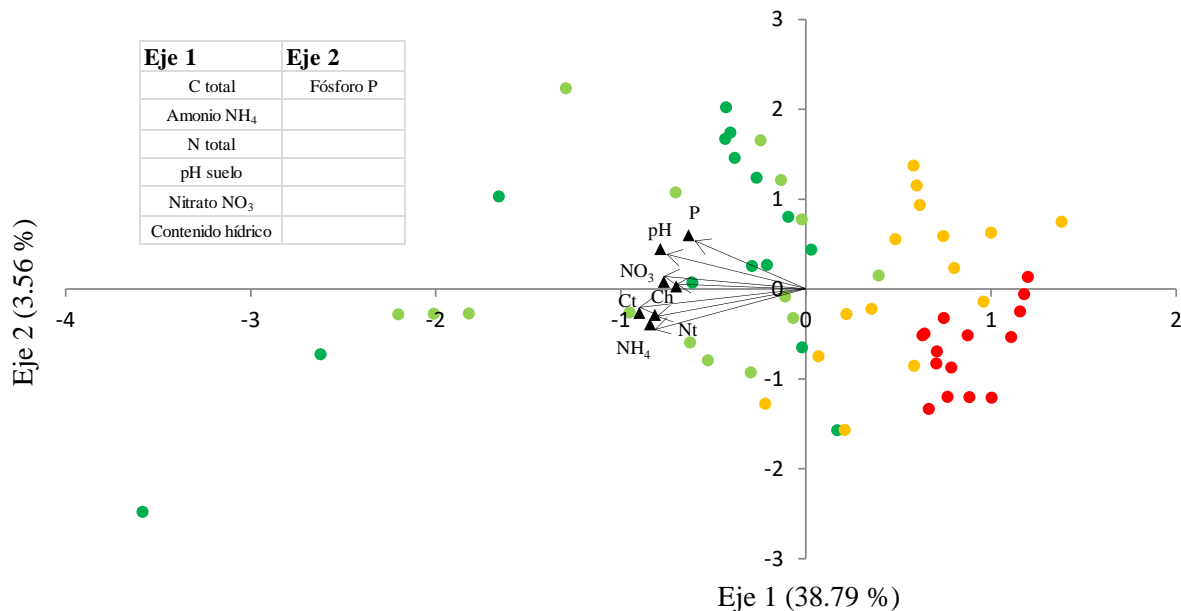


Figura 20. *Análisis de componentes principales de variables abióticas para la temporada de Lluvias 2014.* Puntos color verde oscuro = selva, verde claro = acahual, amarillo = potrero, cultivos = rojo. Los triángulos negros = variables y su disposición en los componentes (Ct=Carbono total, NH_4 =Amonio, Nt=Nitrógeno total, pH=pH del suelo, NO_3 =Nitrato, Ch=Contenido hídrico y P=Fósforo).

En el Cuadro 8 se puede apreciar el desglose del porcentaje de contribución de las variables en cada componente.

Cuadro 8. Valores propios, porcentaje de variación acumulativo, porcentaje de varianza total y valores de vectores propios de los componentes 1 y 2 para las variables abióticas de la temporada de *Lluvias*.

	Componente 1	Componente 2
Valores propios	4.28	0.87
% de variación acumulativa	61.13	73.57
% de varianza total	61.1	12.4
Vectores propios		
C total (%)	-0,434620	-0,285371
Concentración de amonio NH ₄ (ppm)	-0,407174	-0,421780
N total (%)	-0,393880	-0,310395
pH del suelo	-0,380118	0,476457
Concentración de nitrato NO ₃ (ppm)	-0,370553	0,085538
Contenido hídrico (g H ₂ O/ g suelo)	-0,338792	0,028092
Concentración de P (ppm)	-0,305930	0,639690

El análisis de componentes principales (ACP) indicó que durante la temporada de secas 2015 las variables bióticas que tuvieron una correlación ≥ 70 % y que contribuyen en mayor proporción para explicar la variación de los datos fueron la longitud de micelio total, la concentración del ácido graso 16:1 ω 5 del suelo y el porcentaje de colonización intrarradical. Los dos primeros componentes tuvieron un porcentaje de contribución del 20.59 % a la variación total de los datos, todas las variables tuvieron valores negativos de correlación. El componente 1 tuvo un porcentaje de contribución del 13.3 % a la variación total, mientras que el componente 2 tuvo una contribución del 7.29 % (Figura 21).

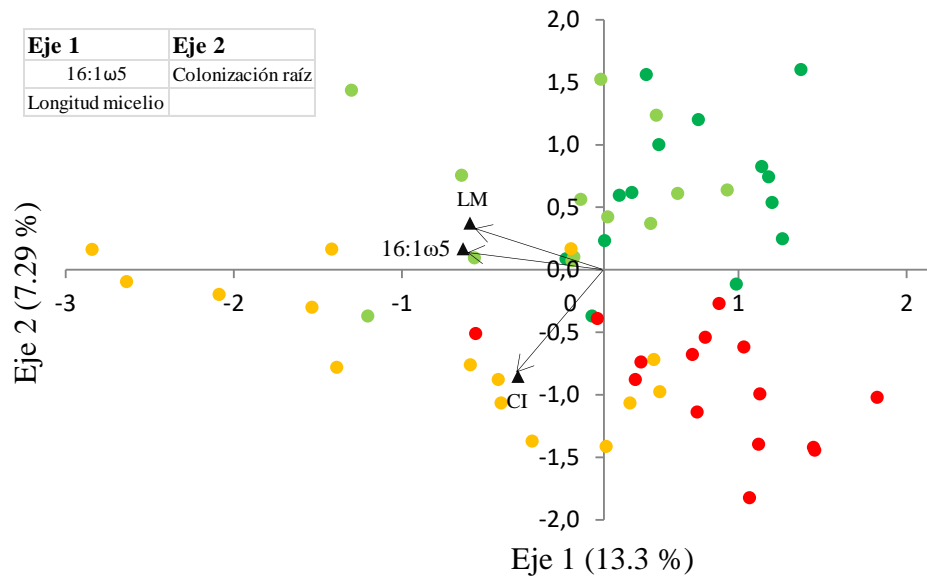


Figura 21. Análisis de componentes principales de variables bióticas para la temporada de Secas. Puntos color verde oscuro = selva, verde claro = acahual, amarillo = potrero, cultivos = rojo. Los triángulos negros = variables y su disposición en los componentes (LM=longitud de micelio total, 16:1 ω 5=ácido graso de HMA, CI=Colonización intrarradical).

En el Cuadro 9 se puede apreciar el desglose del porcentaje de contribución de las variables en cada componente.

Cuadro 9. Valores propios, porcentaje de variación acumulativo, porcentaje de varianza total y valores de vectores propios de los componentes 1 y 2 para las variables bióticas de la temporada de Secas.

	Componente 1	Componente 2
Valores propios	1.59	0.89
% de variación acumulativa	52.9	82.8
% de varianza total	52.9	29.8
Vectores propios		
Ácido graso 16:1 ω 5 (nmol/g suelo)	-0,66	0,18
Longitud de micelio total (m/gsuelo)	-0,63	0,39
Colonización intrarradical (%)	-0,4	-0,9

Durante la misma temporada de secas 2015, las variables abióticas que tuvieron una correlación $\geq 70\%$ y que contribuyen para explicar la variación de los datos fueron el C total, N total, P y NH_4 . Los dos primeros componentes tienen un porcentaje de contribución del 30.78%. El componente 1 tuvo un porcentaje de contribución del 24.94% y el componente 2 tuvo un porcentaje de contribución del 5.84%, todas las variables tuvieron valores negativos de correlación (Figura 22).

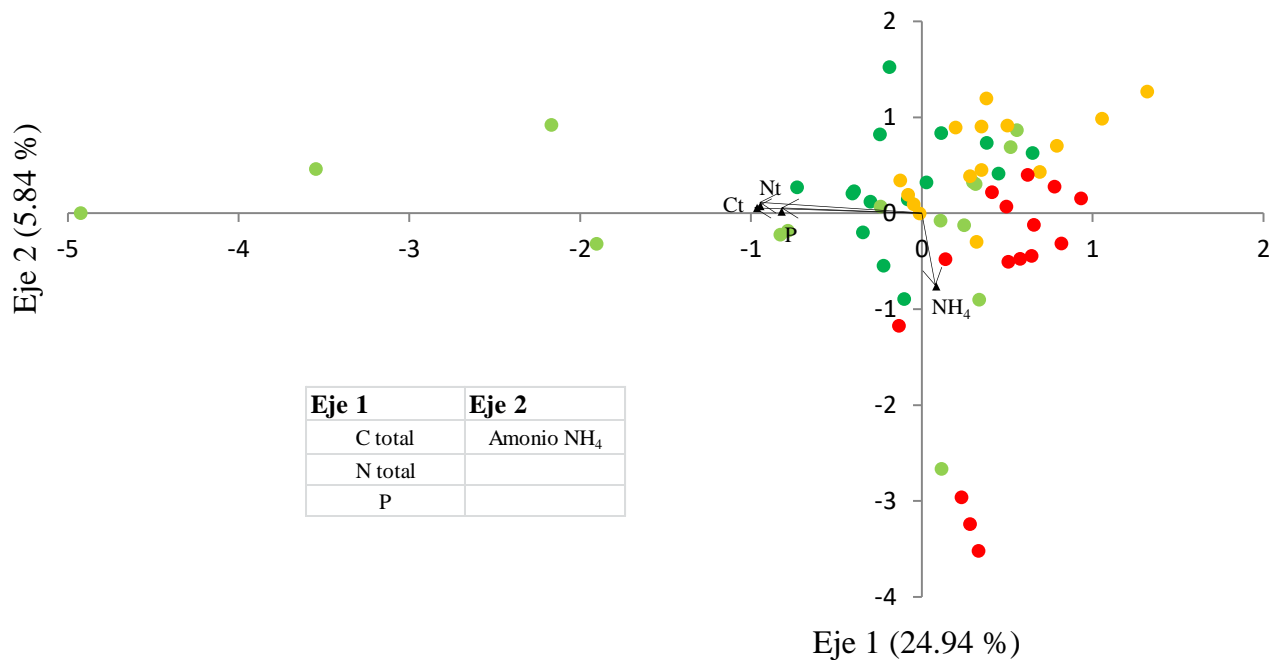


Figura 22. Análisis de componentes principales de variables abióticas para la temporada de Secas. Puntos color verde oscuro = selva, verde claro = acahual, amarillo = potrero, cultivos = rojo. Los triángulos negros = variables y su disposición en los componentes (Nt=Nitrógeno total, Ct=Carbono total, P=Fósforo, NH_4 =Amonio).

En el Cuadro 10 se puede apreciar el desglose del porcentaje de contribución de las variables

Cuadro 10. Valores propios, porcentaje de variación acumulativo, porcentaje de varianza total y valores de vectores propios del componentes 1 y 2 para las variables abióticas de la temporada de *Secas*.

	Componente 1	Componente 2
Valores propios	3,049310	1,412244
% de variación acumulativa	43,6	63,7
% de varianza total	43.6	20.2
Vectores propios		
C total (%)	-0,551916	0,045783
N total (%)	-0,540971	0,062317
Concentración de P (ppm)	-0,469727	0,014575
Concentración de amonio NH ₄ (ppm)	0,048753	-0,643223

VII. *Discusión*

La hipótesis que sugería una mayor concentración de ácidos grasos totales durante la temporada de secas a comparación con la temporada de lluvias no se cumplió, ya que los resultados indican que no existen diferencias significativas entre la concentración de ácidos grasos totales 16:1ω5 de ambas temporadas.

La segunda hipótesis que sugería al cambio de uso de suelo como un factor que afecta de manera directa a la concentración de ácidos grasos totales 16:1ω5 del suelo si se cumplió. También se cumplió la hipótesis que colocaba a la concentración de ácidos grasos totales del *potrero* por encima de la concentración de ácidos grasos totales en la *selva*, lo cual ocurrió en la temporada de lluvias y secas.

Los resultados indican que el *potrero* tuvo la mayor concentración de HMA considerando a las dos temporadas juntas, esto puede deberse al contraste de vegetación que existe entre los usos de suelo por las actividades humanas. En algunos usos de suelo existió una mayor concentración de HMA durante la temporada de lluvias pero no fue significativo. De acuerdo con Abdelmoneim *et al.* (2014), los HMA incrementan el porcentaje de colonización en la raíz en condiciones de sequía o estrés hídrico, lo que podría explicar la baja concentración de ácidos grasos totales 16:1ω5 en el suelo durante la temporada de secas, ya que durante esta temporada, los HMA podrían encontrarse más localizados en el hospedero y no tanto en el suelo, los trabajos de Becerril-Pombo (2017) y Casariego-Martínez (2017) indican que en el *potrero* de la temporada seca, la colonización intrarradical fue mayor que la longitud de micelio externo. La correlación positiva observada entre la longitud de micelio y los ácidos grasos totales de HMA en ambas temporadas puede deberse a que la producción de micelio o biomasa de HMA en el suelo genera un aumento en la producción de ácidos grasos totales, es decir, cuando el HMA se encuentra activo y produciendo micelio y/o esporas para explorar el suelo, la fracción de PLFA

(metabólicamente activa) se incrementa, así como las fracciones neutras de reserva NLFA, por lo tanto los valores de ácidos grasos totales WCFA (NLFA+PLFA) aumentan (Frostegård *et al.*, 1991).

a. *Variables bióticas y ácidos grasos totales de HMA*

La riqueza de plantas hospederas se reduce cuando se sustituyen por la introducción de pastos exóticos puede causar pérdidas en la riqueza de especies de HMA nativos del suelo, pero en algunos casos, la introducción de especies exóticas podría estimular la producción de biomasa de ciertas especies de HMA (Johnson y Wedin, 1997). El *potrero* está dominado por diversos géneros de pastos, pero hay una especie de pasto africano en particular que fue introducida *Brachiaria brizantha* (Hochst. Ex A. Rich.) Stapf (1919) y se conoce como pasto insurgente, mismo que es una especie muy invasiva, tolerante a la sequía y a la alta radiación solar, desplaza a las especies vegetales nativas con mucha rapidez y es utilizada como hierba de forrajeo para las cabezas de ganado comercial y de consumo local, al ser un pasto es posible que tenga afinidad para establecer simbiosis con los HMA, volviéndolo un hospedero potencial abundante, con un efecto positivo en la biomasa de HMA (Lozano-Contreras *et al.*, 2013).

En el *potrero* durante ambas temporadas, mostró la mayor concentración de HMA, se ha reportado que las comunidades de HMA pueden estar determinadas por la composición de la comunidad de plantas en pastizales (Burrows y Pflieger, 2002; Johnson *et al.*, 2004; Mummey *et al.*, 2005). De acuerdo con Fellbaum *et al.* (2014), existen ciertos géneros y especies de HMA que prefieren hospederos que no se encuentren bajo largos periodos de tiempo en la sombra, esto podría significar que los HMA tienen la capacidad para discriminar entre hospederos de la misma especie y entre especies diferentes dentro de un mismo sitio. Esto es relevante debido a que en el *potrero* el efecto de radiación solar es más intenso que en los usos de suelo *selva* y *acahual*, esto podría influir en la alta concentración de HMA en los potreros, ya que los pastos que se encuentran bajo un largo tiempo de exposición solar

directa pueden ofrecer un suministro constante de C a los HMA, siendo limitados por la disposición de agua y/o nutrientes del suelo.

La alta concentración de ácidos grasos de HMA en los potreros puede deberse a que la mayoría de géneros de HMA tienen afinidad por géneros de pastos; es decir, la gran cobertura de varias especies de pastos, y sobre todo el pasto insurgente, provoca que la comunidad de HMA aumente su biomasa y ello se refleje en una mayor concentración de HMA (Hoeksema *et al.*, 2010). De acuerdo con Wilkinson (1997), en los sistemas donde abundan los pastos, muchas de las especies son perennes y con reproducción vegetativa, lo cual estimula que exista una transmisión efectiva y rápida del HMA a otra planta hospedera, permitiendo que la comunidad de HMA aumente su biomasa de manera significativa. Vandenkoornhuyse *et al.* (2003) mencionan que existen diferencias significativas en la riqueza y abundancia de especies de HMA que colonizan las raíces de pastos que coexisten entre sí, lo cual podría sugerir que el pasto insurgente posee la capacidad de ser hospedero para más de una especie de HMA y eso podría explicar la alta concentración de HMA que existe en los suelos del *potrero*.

La zona de *cultivo* tuvo valores bajos de concentración de ácidos grasos en ambas temporadas, lo cual puede deberse a la baja abundancia de HMA que existen en los sistemas de monocultivos rotacionales a comparación con los otros tres usos de suelo. De acuerdo con Janos (1993) y Plenchette *et al.* (2005), la dependencia micorrízica de una planta es una propiedad genotípica y varía en función de las condiciones ambientales de crecimiento, provocando que ciertos grupos taxonómicos de plantas tengan mayor capacidad de establecer una simbiosis con HMA; además, la diversidad y biomasa de HMA se incrementan en sistemas de cultivo que incluyen una alta rotación de plantas que tienen afinidad para asociarse con los HMA (Plenchette *et al.*, 2005); por ejemplo, Grigera *et al.* (2007) reportan que existen diferencias significativas en la afinidad de asociación con HMA entre híbridos de maíz dentro de un mismo cultivo. También se ha documentado que la infectividad micorrízica del suelo

cambia en función de las propiedades del suelo y en cultivos se ha documentado que la secuencia de especies que se rotan en los cultivos tiene un efecto directo en el desarrollo y diversidad de los HMA del suelo, así como en la colonización de raíces (Plenchette, 1989; Arihara y Karasawa, 2000; Karasawa *et al.*, 2002; Plenchette *et al.*, 2005; Carballar-Hernández *et al.*, 2017). La constante rotación selectiva de plantas hospederas provoca un proceso de selección específica en la comunidad de HMA del suelo, ocasionando que solo las especies de HMA capaces de formar simbiosis con más de una especie de hospedero persistan en el tiempo, por lo tanto es posible que exista una disminución en la diversidad y biomasa de HMA en el suelo con el paso de los ciclos anuales de cultivo (Helgason *et al.*, 1998; van der Heijden *et al.* 1998; Daniell *et al.*, 2001; Vandenkoornhuysen *et al.*, 2003). Es importante mencionar que en el *cultivo* se aplican comúnmente fertilizantes minerales y algunos orgánicos, los cuales a través de los años que disminuyen la colonización de plantas por HMA, la infectividad del suelo y la diversidad de HMA en suelo tropicales (Hayman *et al.*, 1975; Plenchette, 1989; Johnson, 1993; Cuenca *et al.*, 1998; Peña-Venegas *et al.*, 2007; de Souza *et al.*, 2013).

La falta de mantillo en el *cultivo* podría afectar el comportamiento de los HMA y tener efectos en su producción de biomasa. En un estudio de microcosmos realizado con una especie arborea tropical, se documentó que los HMA influyen de manera indirecta en la descomposición del mantillo del suelo durante las etapas tempranas de la descomposición del material orgánico, incrementan la tasa de descomposición y al mismo tiempo inhiben la actividad de otros descomponedores como bacterias Gram negativas, Gram positivas, actinomicetos y hongos en general (Albertsen *et al.*, 2006; Gui *et al.*, 2017). Las prácticas de arado, quema y labranza de la tierra que se aplican de manera común en los cultivos de México, afectan de manera negativa la diversidad de bacterias y otros hongos del suelo, así como a los propágulos de HMA y la red de micelio que se formaron en el cultivo anterior, reduciendo la colonización de HMA en raíces y el micelio del suelo junto con la pérdida de las interacciones

ecológicas entre la comunidad de bacterias, otros hongos y los HMA (Smith, 1978; Yocom *et al.*, 1985; O'Halloran *et al.*, 1986; Evans y Miller, 1990). Un estudio bajo condiciones controladas con maíz indicó que los HMA, en conjunto con diversos géneros de bacterias, incrementan su asimilación de nutrientes hacia la planta y el micelio, así como la longitud de las raíces de las plantas hospederas (Battini *et al.*, 2017)

La *selva* tuvo concentraciones de ácidos grasos similares a las del *cultivo*; en este caso, la alta riqueza y abundancia de especies de microorganismos (bacterias Gram positivas y Gram negativas) que existen en el suelo de la selva (Baleón-Sepúlveda, 2017), provoca gran competencia entre especies por recursos como nutrientes, agua y hospederos, inhibiendo la actividad de los HMA (Paulitz y Linderman, 1991; Hoeksema *et al.*, 2010; Svenningsen *et al.*, 2017); Becerril-Pombo (2017) confirma que la *selva* tuvo menor producción de micelio externo que diferentes *acahuales* con edades diferentes. Además, se ha documentado que existe una correlación entre las bacterias y los HMA del suelo, ésta correlación se hace más significativa cuando disminuye la intensidad de uso del suelo (cultivos < pastizales < bosques sin disturbio) (Creamer *et al.*, 2015). Esto coincide con las correlaciones significativas entre los ácidos grasos totales de HMA y los ácidos grasos de diferentes grupos bacterianos identificados en Los Tuxtlas (Anexo 2). De acuerdo con Krashevskaya *et al.* (2015), en los suelos de las selvas tropicales existe mayor concentración de ácidos grasos de bacterias Gram positivas y Gram negativas a comparación con los HMA, sin embargo, en cultivos de hule donde aún existen remanentes de la selva original y en monocultivos de hule y palma, la concentración de HMA superó a las concentraciones de HMA de la selva, tal y como sucede en la selva de Los Tuxtlas.

Las bajas concentraciones de ácidos grasos de HMA en la *selva* a comparación con las zonas de *potrero* se podrían asociar con la cantidad y diversidad de bacterias, ya que las bacterias son más comunes en la selva a comparación con los sistemas de producción agrícola de monocultivos,

Vandenkoornhuyse *et al.* (2003) mencionan que la competencia por recursos podría conducir la preferencia de hospederos en la comunidad de HMA; en la selva existe un perfil de suelo más estructurado y complejo, lo cual permite que las bacterias sean más abundantes que los HMA; la alta presencia de bacterias en la *selva* podría deberse a que las mismas bacterias son más susceptibles a los cambios en la humedad del suelo y a los cambios en la estructura de suelo (Manzoni *et al.*, 2012; Krashevskaya *et al.*, 2015). Por otro lado, el enfoque de la preferencia de los HMA por hospederos con largas exposiciones a la luz, descrito por Fellbaum *et al.* (2014), también podría explicar la baja concentración de ácidos grasos en la *selva*, ya que en estos sitios existen diversas especies vegetales que crecen bajo dosel cerrado, lo cual provoca que llegue menos luz al sotobosque, haciendo que las plantas hospederas reduzcan el suministro de C a la red micorrízica, disminuyendo la colonización en las raíces de los hospederos y probablemente también la biomasa de HMA.

El *acahual* tuvo una concentración de HMA mayor a la *selva* y el *cultivo* en ambas temporadas, lo cual podría estar ligado a la diversidad de especies bacterianas que habitan en los acahuales. De acuerdo con los resultados de Baleón-Sepúlveda (2017), el *acahual* posee menor concentración de bacterias que la *selva* pero mayor concentración de bacterias que el *cultivo*. Weller *et al.* (2002) Svenningsen *et al.* (2017) señalan que cuando las bacterias son inhibidas por la falta de agua, la falta de cobertura vegetal y las condiciones físicas del suelo desfavorables (mayor temperatura y menos humedad), los HMA tienen la oportunidad de acaparar más recursos (nutrientes y espacio) y por lo tanto, aumentar su biomasa, es decir, la inhibición de HMA en el suelo puede ser causada por una competencia colectiva y efectos antagónicos con la comunidad microbiana del suelo.

De acuerdo con Vasconcellos *et al.* (2013), en gradientes de restauración con diferentes edades de abandono, los HMA de los sitios con menos años de sucesión poseen los valores más altos de abundancia de HMA a comparación con sitios de más edad de abandono e incluso los sitios de sucesión

más temprana tienen mayor abundancia de HMA que el ambiente natural sin alteración, lo cual es muy similar a lo que pasa en el sistema de Los Tuxtlas, donde los *acahuales* tienen mayor concentración de HMA a comparación con la *selva* y *cultivos*. Johnson *et al.* (1991) mencionan que existen diferencias significativas entre la composición de una comunidad de HMA que se encuentran en un estado temprano de la sucesión y una sucesión tardía, es decir, la diversidad de HMA cambia durante la sucesión ecológica. Los *acahuales* de este estudio tienen diferentes tiempos de abandono y sucesión (5, 18, 24, 27 y 50 años), esto podría tener un efecto en la estimación de biomasa de HMA en estas zonas, también, la escasez de especies vegetales demandantes de luz con talla alta (más de 10m de altura), provoca que las hierbas, pastos y plantas que forman asociaciones con HMA incrementen su abundancia y por lo tanto, se incrementa la disponibilidad de posibles hospederos en los *acahuales* con mejores condiciones de microclima a diferencia de la *selva* y los *cultivos*. También se debe mencionar que en algunos sitios de muestreo del *acahual* había parches de pastos y hierbas, esto podría influir en la alta concentración de ácidos grasos totales de HMA durante la temporada de *lluvias* a comparación con los usos de suelo *selva* y *cultivo* de ambas temporadas.

El análisis de componentes principales (ACP) de la temporada de lluvias para variables bióticas agrupó dentro de un mismo conjunto a la *selva* y al *acahual*, en otro grupo separado al *potrero* y el *cultivo* en un tercer grupo. De acuerdo con los resultados del ACP las variables longitud de micelio, ácidos grasos totales y colonización intrarradical explican el 20.4% de la variación total en los datos y los vectores de las variables sólo se proyectan sobre el grupo del *potrero*, es decir, en el grupo del *cultivo* y el grupo de la *selva-acahual* aún existe más de un 50% de variación que puede ser explicada considerando otras variables bióticas, por ejemplo, los hospederos de HMA y otros microorganismos (bacterias) con los que compiten por recursos en el suelo. El ACP de la temporada de secas tuvo resultados similares con los del ACP de la temporada de lluvias, claramente se conformaron tres grupos,

la *selva* y *acahual* fueron agrupados en un solo grupo, el *potrero* en un conjunto separado y el *cultivo* en un tercer grupo; los porcentajes de contribución a la variación de cada componente son similares entre temporadas y los vectores de las variables siempre se encuentran sobre los puntos del *potrero*, manteniendo la misma proporción de variación (>50%) que aún puede ser explicado por otros factores bióticos.

El ACP de variables bióticas también indicó que en ambas temporadas la longitud de micelio y los ácidos grasos totales siempre fueron las variables en el primer componente principal y que contribuyen a la variación total de los datos en mayor medida que la colonización intrarradical. Los ACP de variables bióticas de ambas indicaron que no existe una diferencia considerable entre el porcentaje de contribución a la variación del primer componente en los datos de ambas temporadas; la colonización intrarradical en ambas temporadas siempre se ubicó en el segundo componente principal y tuvo un porcentaje de contribución a la variación semejante en ambos casos, esto sugiere que las tres variables bióticas son afectadas de manera semejante durante los cambios de temporada (lluvias y secas), siendo el micelio externo y la producción de ácidos grasos, las variables biológicas que más cambian y la colonización intrarradical en menor medida. El porcentaje de colonización intrarradical no tuvo correlación con la concentración de HMA en ninguna temporada, esto puede deberse a que en las muestras de suelo donde se midió la concentración de ácidos grasos totales no se llevó a cabo la separación de suelo y raíces, tampoco se evaluó la concentración de HMA de la raíz donde se midió la colonización intrarradical. Los ACP de variables bióticas para ambas temporadas siempre arrojaron al porcentaje de colonización intrarradical al segundo componente donde se ubican las variables con menor contribución a la variación pero que si explican el comportamiento de alguna proporción de los datos. Los ACP de variables bióticas para ambas temporadas siempre agrupan a la *selva* y al *acahual*, esto puede deberse a que ambos usos de suelo son semejantes en cuanto a características biológicas y

propiedades físicas y químicas del suelo se refiere, los *potreros* y *cultivos* también se separan en dos grupos diferentes, lo cual confirma la hipótesis de que el cambio de uso de suelo afecta de manera directa al desempeño de los HMA, mientras que el cambio de temporada afecta al desempeño del HMA en menor medida.

El ACP de la temporada de lluvias indicó que la longitud de micelio tiene mayor contribución que la concentración de ácidos grasos, lo cual puede relacionarse con la disponibilidad de agua y nutrientes en la solución del suelo, en este caso, los HMA podrían generar una mayor cantidad de micelio en el suelo para absorber nutrientes y agua, que son abundantes en el sistema durante esta temporada, mientras que la formación de compuestos de reserva como los ácidos grasos pasa a segundo plano debido a la alta disponibilidad de recursos en el ambiente. En el caso del ACP de la temporada seca, la concentración de WCFA de HMA tiene mayor contribución al componente 1 que la longitud de micelio, esto podría explicarse por la falta de agua en el sistema y las condiciones de suelo más adversas, ya que durante la temporada seca, la producción de micelio en el suelo disminuye y la producción de ácidos grasos de reserva se activan para mantener al HMA latente/activo durante esta temporada.

b. Propiedades físicas y químicas del suelo y ácidos grasos totales de HMA

Las propiedades físicas y químicas del suelo durante la temporada de lluvias indican que existe una correlación negativa entre la concentración de HMA en el suelo y el N total, nitrato y amonio; el *potrero* tuvo los valores de N total más bajos de los cuatro usos de suelo, pero tuvo la mayor concentración de HMA. De acuerdo con el meta-análisis de Hoeksema *et al.* (2010), varios estudios confirman que la relación mutualista HMA/planta se beneficia cuando existe una limitante de P y de N, pero recalcan que si el N es muy escaso se reduce la capacidad fotosintética de la planta, disminuyendo

el suministro de C al HMA; esto también parece suceder en la selva de los Tuxtlas, ya que en el *potrero* registró la mayor concentración de ácidos grasos y mostró los valores más bajos de N. Por otra parte, Johnson *et al.* (2010) reportan que los beneficios del HMA se reducen cuando el N, P y otros recursos del suelo no limitan el crecimiento del hospedero, el cual tiende a reducir la transferencia de C hacia las raíces y los HMA en estos casos; si existen alteraciones en las concentraciones de N e incluso, cambios en la concentraciones de P, es muy probable que la dinámica de nutrientes y asignación de recursos a los HMA se modifique, como podría estar sucediendo en la *selva* y los *acahuales* a comparación con el *potrero*, los cuales no tienen una deficiencia de P y N, pero tienen una concentración de ácidos grasos menor que el *potrero* (Hawkins y George, 2001; Valentine *et al.*, 2002; Johnson *et al.*, 2006).

En el *potrero* las bajas concentraciones de N hacen que la planta hospedera responda asignando más C al HMA para que éste pueda incrementar la producción de micelio externo en busca de nitrato, aumentando la concentración de ácidos grasos totales de HMA en el suelo, ya que no existe una limitante de luz o agua para la planta hospedera (en este caso el pasto insurgente) y puede asignar más C al HMA para la producción de micelio, con el fin de que la planta pueda competir con otras especies vegetales en este ambiente tan limitado por N. Esto podría sustentarse con el experimento de Fellbaum *et al.* (2014), el cual indicó que los HMA aumentan la transferencia de P y N a hospederos que se encuentren bajo largos periodos exposición a la luz, como sucede en los *potreros*. Por otro lado, las correlaciones positivas que tuvieron ambas temporadas entre la longitud de micelio externo y la concentración de ácidos grasos totales de HMA en los cuatro usos de suelo también apoyan este supuesto.

La *selva* y el *acahual* tuvieron los valores más altos de nitrato y amonio a comparación con los otros dos usos de suelo, sin embargo tuvieron menores concentraciones de ácidos grasos totales de HMA a comparación con el *potrero*. Esto podría estar relacionado con la inhibición de los HMA por la

actividad de las comunidades de bacterias y otros hongos las cuales compiten con los HMA por la obtención de recursos, ya que en la *selva* y *acahuales* la abundancia y riqueza de bacterias permite que exista una reintegración de nutrientes al suelo por medio de la descomposición, haciendo más abundante y fácil de obtener al N y P en estos usos de suelo, teniendo un efecto negativo en la biomasa de HMA por la alta disponibilidad de nutrientes y la disminución de C por parte de la planta (Paulitz y Linderman, 1991; Vandenkoornhuyse *et al.*, 2003; Albertsen *et al.*, 2006; Johnson *et al.*, 2006; Johnson *et al.*, 2010; Krashevskaya *et al.*, 2015). La baja concentración de ácidos grasos totales en la *selva* y *acahuales* podría estar relacionada con el contenido hídrico del suelo, ya que la alta disponibilidad de nutrientes solubles en suelo hace que la planta hospedera de HMA responda disminuyendo la cantidad de C para la micorriza e incrementando su productividad primaria neta aérea, ocasionando una baja concentración de ácidos grasos en el suelo.

Bucking y Kafle (2015) mencionan que el nitrato (NO_3^-) es la forma dominante de N disponible para las plantas y hongos en la mayoría de los suelos donde se llevan a cabo actividades agrícolas, mientras que el amonio (NH_4^+) predomina en sitios sin disturbio y donde el nitrato está casi ausente. Esto es relevante debido a que Hawkins y George (2001) reportaron que una alta concentración de amonio reduce la longitud de micelio en el suelo, pero no el número de arbusculos, lo cual apoya el supuesto de que los HMA se encuentran más localizados dentro de las raíces de sus hospederos en la *selva* y *acahual* como sucede en el sistema de Los Tuxtlas. En este caso, Becerril-Pombo (2017) confirma que la *selva* de los Tuxtlas tuvo menor producción de micelio externo que *acahuales* con edades diferentes, sin embargo, Smith y Smith (2015) reportaron que cuando existen altas concentraciones de nutrientes solubles en el suelo, la planta inhibe o suprime la colonización intraradical del HMA, por lo tanto, es sugerido que la planta controla el C que se asigna a la micorriza, pero el intercambio de C de la planta hacia el HMA y de recursos del HMA al hospedero podría ser un

intercambio recíproco en función de la disponibilidad y concentración de los recursos en el suelo como el N, P y agua, así como el contexto ambiental y las prácticas de manejo en donde se está llevando a cabo la asociación micorrízica (Kiers *et al.* 2011; Jansa *et al.*, 2014).

El *cultivo* tuvo concentraciones bajas de nitrato, amonio y ácidos grasos totales de HMA (a excepción de dos sitios de cultivo que tuvieron valores semejantes a los de un potrero); esto puede estar relacionado con la constante pérdida de nutrientes por los ciclos de cultivo y las condiciones físicas del suelo desfavorables para los HMA. De acuerdo con Acevedo-Rojas (2017), el *cultivo* posee el menor contenido hídrico en el suelo y la mayor densidad aparente de los cuatro usos de suelo, estas condiciones podrían dificultar la producción de micelio externo para los HMA (Curaqueo *et al.*, 2010); la baja concentración de ácidos grasos totales de HMA en este uso de suelo también podría estar ligada a la falta de materia orgánica en el suelo (MOS) y a la falta del proceso de descomposición de dicha MOS (Gryndler *et al.*, 2009). Un estudio realizado en 81 sitios con diferentes usos de suelo llevado a cabo por Creamer *et al.* (2015), reveló que los sitios con menos MOS fueron de cultivo o tierras arables, mientras que las concentraciones más altas de MOS fueron registradas en suelos forestales conservados. De acuerdo con Hodge *et al.* (2001) los HMA aceleran el proceso de descomposición de la MOS y adquieren N directamente del material orgánico descompuesto por bacterias y otros hongos, es decir, la falta de mantillo en el *cultivo* provoca un decaimiento en la obtención de N por parte de los HMA para la planta, por lo tanto podría haber una disminución en la cantidad de C que la planta hospedera le otorga a los HMA para buscar más nutrientes, esto provoca que se limite la producción de micelio y se reduzca la producción de ácidos grasos totales del HMA (Johnson *et al.*, 1991; Aristizábal, 2008; Nuccio *et al.*, 2013). Incluso hay varios trabajos donde se reporta la colonización de HMA en materia orgánica en descomposición y la integración de N y P a biomasa fúngica proveniente de dicha materia degradada (Ames *et al.*, 1983; Joner y Jakobsen, 1995; Hodge *et al.*, 2001; Aristizábal *et al.*, 2004), por lo tanto es

posible suponer que los HMA podrían participar en los procesos de recuperación de nutrientes (P, N y C) (Veresoglou *et al.*, 2012).

Las propiedades físicas y químicas del suelo durante la temporada de *secas* indican que existe una correlación positiva entre el pH del suelo y la concentración de ácidos grasos totales de HMA. De acuerdo con los resultados, el *potrero* tuvo la mayor concentración de ácidos grasos totales y un pH máximo cercano a 6.2, seguido por el *acahual* que tuvo menor concentración menor de ácidos grasos totales de HMA pero con un pH similar al *potrero*; la *selva* tuvo un pH de suelo parecido a los potreros y acahuales, pero mostró menor concentración de ácidos grasos totales de HMA; el *cultivo* tuvo los valores más bajos de pH, lo cual indica que son los suelos más ácidos. De acuerdo con Krashevskaya *et al.* (2015), en suelos tropicales que fueron transformados a cultivos o sistemas de manejo ganadero, el incremento de pH favorece a la concentración de ácidos grasos totales de HMA en el suelo y valores bajos de pH limitan el desarrollo de los HMA, tal y como se observa en el sistema heterogéneo de Los Tuxtlas. Por otro lado, Gryndler *et al.* (2006) reportaron que los ácidos grasos totales de HMA disminuyen su concentración cuando se aplican fertilizantes minerales, si éstos aumentan su concentración durante la temporada de secas, es probable que los HMA disminuyan la producción de ácidos grasos totales aún más, como ocurre en todos los usos de suelo de este trabajo.

El nitrato tuvo una correlación negativa con la concentración de ácidos grasos totales de HMA, la concentración de este nutriente fue mayor durante la temporada de *secas* respecto a la temporada de lluvias, esto podría deberse a la falta de agua en el suelo, la cual tiene un efecto amortiguador en las concentraciones de solutos en el suelo, es decir, la falta de agua en el suelo hace que aumente la concentración de nitrato y otros compuestos, pero no aumenta su disponibilidad, debido a que no se encuentran en una solución acuosa. También se puede observar que la concentración de nitrato en el *cultivo* es mayor que en los sitios del uso de suelo *selva*, mientras que durante la temporada de lluvias la

concentración de nitrato fue mayor en la *selva*; esto puede estar ligado a la adición de fertilizantes en los cultivos, los cuales también aumentan su concentración de manera drástica cuando disminuye la humedad en el suelo. El *potrero* tuvo las concentraciones de nitrato más bajas en ambas temporadas y las concentraciones de ácidos grasos más altas de los cuatro usos de suelo en ambas temporadas, lo cual está ligado con la abundancia de hospederos y condiciones de suelo favorables para la simbiosis micorrízica como la baja disponibilidad de N y P (Wilkinson, 1997; Hawkins y George, 2001; Valentine *et al.*, 2002; Johnson *et al.*, 2003).

De acuerdo con un meta-análisis en estudios de campo y de laboratorio (Hoeksema *et al.*, 2010), la fertilización con N es una variable muy importante para la respuesta de la planta a la colonización por HMA, donde una alta concentración de este elemento reduce la actividad de los HMA del suelo. Las plantas que crecen en un suelo con bajas concentraciones de N continuarán la inversión de C hacia el HMA, ocasionando un aumento en la biomasa del HMA, pero no un aumento de biomasa de la planta (Johnson *et al.*, 2010). Esto también podría explicar las altas concentraciones de ácidos grasos totales de HMA en el uso de suelo *potrero*; Johnson y Wedin (1997), mencionan que en suelos tropicales, la mineralización del N en pastizales es 75% menor a los valores que se reportan en la selva. El ACP indicó que las variables relacionadas con la concentración de nutrientes (C total, N total, P y amonio) explican una parte de la variación de los datos en los cuatro usos de suelo durante la temporada de secas, este resultado es consistente con la correlación positiva entre la concentración de ácidos grasos totales de HMA y el pH del suelo (Krashevskaya *et al.* 2015), es decir, la disponibilidad de nutrientes está en función del pH del suelo, la falta de agua en el sistema hace que estos nutrientes no se encuentren en solución, provocando que los HMA no puedan incorporarlos al micelio y transferirlos a la planta para que ésta pueda hacer el intercambio por compuestos de C, reduciendo la producción de ácidos grasos del HMA y el hospedero.

El análisis de componentes principales (ACP) de la temporada de lluvias 2015 para variables abióticas agrupó a los usos de suelo en tres conjuntos, el primero está conformado por la *selva* y los *acahuales*, el segundo grupo por el *potrero* y el tercero por el *cultivo*. De acuerdo con los resultados del ACP las variables C total, amonio, N total, pH, nitrato, contenido hídrico y P explican el 42.3% de la variación total en los datos y los vectores de las variables solo se proyectan sobre el grupo de la *selva* y los *acahuales*, es decir, en el grupo del *cultivo* y el grupo de *potrero* aún existe más de un 50% de variación que puede ser explicada considerando variables abióticas que involucren a otras propiedades físicas del suelo como la densidad aparente o la temperatura de suelo promedio.

El ACP reveló que incluso desde un enfoque físico y químico de suelo, la *selva* y los *acahuales* comparten características similares, mientras que los *potreros* y *cultivos* poseen características particulares que los separan de los ambientes conservados. Las variables físicas y químicas del suelo durante la temporada de lluvias que contribuyen a la variación de los datos están relacionadas con la cantidad de MOS (C total), la disponibilidad de agua del suelo (contenido hídrico) y nutrientes solubles en el suelo (C, formas de N, pH y P), dichas variables son alteradas por el cambio de uso de suelo y son clave para el desempeño fúngico. El ACP de la temporada de secas 2015 para las variables abióticas del suelo tuvo resultados diferentes a comparación con la temporada de lluvias; en este caso, la *selva* y *acahual* no forman un solo grupo bien definido, el *potrero* y *cultivo* tampoco formaron algún grupo independiente o en conjunto. Se puede observar que en este caso C total, N total, P y amonio contribuyen el 30.7% de la variación durante la temporada de secas, lo cual indica que en esta temporada aún existen otras variables físicas y químicas que afectan a la variación de datos en el ACP. Los ACP de variables abióticas para ambas temporadas colocan al C total, N total y P como factores comunes que contribuyen a la variación de datos, lo cual indica que durante la temporada de lluvias, el contenido hídrico se vuelve determinante para la disponibilidad de nutrientes e influye en el desempeño

de los HMA del suelo de manera directa, en cambio durante la temporada de secas, la disponibilidad de nutrientes y a su balance de concentración en el suelo (estequiometría) son algunos de los factores que influyen en el desempeño del HMA (Johnson, 2010). En este trabajo los ACP de ambas temporadas demostraron que la variable de C total es la que más influye en los diferentes usos de suelo.

Este trabajo demuestra que los HMA modifican su dinámica energética cuando hay un cambio en las propiedades físicas y químicas del suelo. En la literatura no es común encontrar trabajos publicados en donde se consideren a todas las variables bióticas y abióticas posibles que puedan explicar la dinámica y comportamiento de los HMA bajo diferentes situaciones ambientales, el conocimiento acerca de los HMA bajo un esquema de cambio de uso de suelo o gradiente de restauración aún es limitado (Peña-Venegas *et al.*, 2007; Bai *et al.*, 2009; Cuenca y Lovera, 2010; de Souza *et al.*, 2013; Vasconcellos *et al.* 2013). Desde un punto de vista agronómico, los HMA y la interacción con su hospedero deben ser estudiados bajo condiciones de campo y en diferentes escenarios ambientales (Plenchette *et al.*, 2005). Este trabajo confirma los resultados obtenidos por Schappe *et al.* (2017) en una selva lluviosa de Panamá, los cuales indican que la estructura y diversidad de una comunidad de HMA, así como su actividad y comportamiento, varían en escalas espaciales muy finas y generalmente existen correlaciones significativas con las propiedades físicas del suelo y estequiometría de compuestos químicos.

VIII. Conclusiones

La concentración de ácidos grasos totales de HMA en el suelo no cambia entre temporadas como lo plantea la primera hipótesis, pero el cambio de uso de suelo afecta el comportamiento de los HMA en el sistema de Los Tuxtlas. El cambio de uso de suelo modifica la dinámica del C en HMA como lo plantea la segunda hipótesis, los suelos de la *selva* y *acahuales* poseen características edáficas y especies vegetales similares a diferencia del *potrero* y el *cultivo*.

Las diferencias de especies vegetales que existen entre los sistemas no perturbados (*selva* y *acahual*) y los sistemas de explotación económica (*potreros* y *cultivos*) tienen un efecto directo en la dinámica de C en los HMA; en sistemas no perturbados, la comunidad de bacterias, la competencia entre HMA por hospederos, espacio en el suelo, nutrientes y agua provoca que los HMA no tengan la capacidad de dominar y ser abundantes en el suelo de este tipo de ambientes, mientras que en *potreros* donde abundan hospederos potenciales como pastos y las concentraciones de nutrientes disponibles en el suelo son bajas, así como un dosel totalmente abierto, la asociación micorrízica se promueve y por lo tanto, se incrementa la biomasa en HMA medida como ácidos grasos totales.

Los HMA cambian su comportamiento en el suelo y dentro de sus hospederos cuando se encuentran en escenarios ambientales diferentes dentro de un mismo paisaje heterogéneo como en Los Tuxtlas, es decir, las variables bióticas y/o abióticas que podrían estar explicando algún comportamiento de los HMA en un sistema poco perturbado como la *selva*, podrían no ser las variables que expliquen la dinámica de los HMA en suelos como los de los *potreros* o *cultivos*.

El enfoque de ácidos grasos totales de HMA permitió confirmar la hipótesis que plantea cambios en el comportamiento de los HMA bajo un escenario de cambio de uso de suelo desde un punto de vista bioquímico. Esta herramienta cuantifica la biomasa de los HMA del suelo y raíces, complementando la

información que ofrecen otras técnicas como la cuantificación de esporas, micelio externo y la colonización intrarradical. El cambio de uso de suelo modifica las concentraciones de nutrientes, pero según los ACP's de propiedades físicas y químicas del suelo, la disponibilidad y concentración del C y el N en sus formas de nitrato y amonio, parecen ser los factores que determinan el desempeño del HMA en el suelo y la temporada del año influye en la disponibilidad de dichos nutrientes; las correlaciones negativas de ambas temporadas entre la concentración de ácidos grasos y las variables de N (nitrato y amonio) confirman este supuesto.

El estudio de los HMA debe ser abordado desde un punto de vista multivariado, donde se tomen en cuenta diversas interacciones que existen entre los HMA, sus hospederos y la comunidad de microorganismos con los que comparte y compite en el suelo. Es importante comprender que los HMA son un gremio de microorganismos susceptibles a los cambios en la vegetación, comunidad biológica del suelo, concentración y disponibilidad de nutrientes en el suelo, actividades humanas y contaminación.

IX. *Literatura Citada*

- Abdelmoneim, T. S., Moussa, T. A. A., Almaghrabi, O. A., Alzahrani, H. S. y Abdelbagi, I. 2014. *Increasing plant tolerance to drought stress by inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi*. Life Science Journal, 11 (1): 10-17.
- Acevedo-Rojas, I. R. 2017. *Cambio de uso de suelo en la selva húmeda de LosTuxtlas y su efecto en el microclima y propiedades físico-químicas del suelo*. Tesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Albertsen, A., Ravnskov, S., Green, H., Jensen, D. F. y Larsen, J. 2006. *Interactions between the external mycelium of the mycorrhizal fungus Glomus intraradicens and other soil microorganisms as affected by organic matter*. Elsevier, Soil Biology and Biochemistry, 38: 1008-1014.
- Allen, M. F. 1991. *The ecology of mycorrhizae*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Allison, V. J. y Miller, R. M. 2004. *Using fatty acids to quantify arbuscular mycorrhizal fungi*. en: *Basic research and applications of mycorrhizae*. Podila, G. y Varma, A. (eds.). I. K. International Pvt. Limited, New Delhi, 141-161.
- Ames, R. N., Reid, C. P. P., Porter, L. K. y Cambardella, C. 1983. *Hyphal uptake and transport of nitrogen from ¹⁵N-labelled sources by Glomus mosseae a vesicular arbuscular mycorrhizal fungus*. New Phytologist, 95: 381-396.
- Andrie, R. F. 1994. *A biogeographical investigation of the Sierra de Tuxtla in Veracruz, Mexico*. PhD Dissertation, Louisiana State University and Agricultural and Mechanical College, Georgia.
- Arihara, J. y Karasawa, T. 2000. *Effect of previous crops on arbuscular mycorrhizal formation and growth of succeeding maize*. Soil Science and Plant Nutrition, 46: 43-51.
- Aristizábal, C., Rivera, E. L. y Janos, D. P. 2004. *Arbuscular mycorrhizal fungi colonize decomposing leaves of Myrica parvifolia, M. pubescens and Paepalanthus sp.* Mycorrhiza, 14: 221-228.
- Aristizábal, C. 2008. *Arbuscular mycorrhizal fungi enhance the acquisition of mineral nutrients from leaf litter by Morella cerifera*. PhD, University of Miami, Coral, Open Access Dissertations, paper 94.
- Arroyo-Rodríguez, V. y Mandujano, S. 2006. *The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in "Los Tuxtlas", México*. Biodiversity and Conservation, 15: 4159-4179.
- Augé, R. M. 2001. *Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis*. Mycorrhiza, 11: 3-42.
- Bååth, E. y Anderson, T. H. 2003. *Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques*. Soil Biology and Biochemistry, 35 (7): 955-963.
- Bago, B., Pfeffer, P. E. y Shachar-Hill, Y. 2000. *Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhizas*. Plant Physiology, 124: 949-957.
- Bai, C., He, X., Tang, H., Shan, B. y Zao, L. 2009. *Spatial distribution of arbuscular mycorrhizal fungi, glomalin and soil enzymes under the canopy of Astragalus adsurgens Pall. in the Mu Us sandland, China*. Soil Biology and Biochemistry, 41:941-947.

- Baleón-Sepúlveda, 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. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Battini, F., Gronlund, M., Agnolucci, M., Giovannetti, M. y Jakobsen, I. 2017. *Facilitation of phosphorus uptake in maize plants by mycorrhizosphere bacteria*. Nature, Scientific Reports, 7: 4686, online publishing.
- Becerril-Pombo, 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. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Benítez-Malvido, J. y Martínez-Ramos, M. 2003. *Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia*. Conservation Biology, 17 (2): 389-400.
- Bücking, H. y Kafle, A. 2015. *Role of arbuscular mycorrhizal fungi in the nitrogen uptake of plants: Current Knowledge and research gaps*. Agronomy, 5: 587-612. Open Acces.
- Burrows, R. L. y Pflieger, F. L. 2002. *Arbuscular mycorrhizal fungi respond increasing plant diversity*. Canadian Journal of Botany, 80: 120-130.
- Campos, A. 2004. *El suelo*. En: Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.). *Los Tuxtlas: El Paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A. C., Veracruz, México. 181-192.
- Carballar-Hernández, S., Hernández-Cuevas, L. V., Montañón, N. M., Larsen, J., Ferrera-Cerrato, R., Taboada-Gaytán, O. R., Montiel-González, A. M. y Alarcón, A. 2017. *Native communities of arbuscular mycorrhizal fungi associated with Capsicum annuum L. respond to soil properties and agronomic management under field conditions*. Agriculture, Ecosystems and Environment, 245: 43-51.
- Carter, M. R., Gregorich, E. G., Angers, D. A., Beare, M. H., Sparling, G. P., Wardle, D. A. y Voroney, R.P. 1999. *Interpretation of microbial biomass measurements for soil quality assessment in humid temperate regions*. Canadian Journal and Soil Science, 79: 507-520.
- Casariego-Martínez, M. J. 2017. *Análisis de la producción de micelio extrarradical y colonización intrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares en potreros y cultivos derivados de la selva húmeda en Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Tesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Chapin, F. S. III, Matson, P. A. y Mooney, H. A. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York, NY, USA. 436.
- Coalpaert, J. y van Tichelen, K. 1996. *Mycorrhizas and environmental stress*. En: J. Frankland, N. Magan y G. Gadd (eds.). *Fungi and environmental change*. Cambridge University Press, Cambridge, 109-128.
- Cortés-Tello, K. E. 2015. *Análisis de la producción de micelio extrarradical y colonización intrarradical por hongos micorrizógenos arbusculares en una selva baja caducifolia en Yucatán, México*. Tesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cramer, W., Bondeau, A., Schaphoff, S., Lucht, W., Smith, B. y Stich, S. 2004. *Tropical forests and the global carbon cycle: impacts aof atmospheric carbon dioxide, climate change and rate of deforestation*. Philosophical Transactions Royal Society London Biological Sciences, 359: 331-343.
- Creamer, R. E., Hannula, S. E., van Leeuwen, J. P., Stone, D., Rutgers, M., Schmelz, R. M., de Ruyter, P. C., Hendriksen, N. B., Bolger, T., Bouffaud, M. L., Buee, M., Carvalho, F., Costa, D., Dirilgen, T., Francisco, R.,

- Griffiths, B. S., Griffiths, R., Martin, F., Martins da Silva, P., Mendes, S., Morais, P. V., Pereira, C., Philippot, L., Plassart, P., Redecker, D., Rombke, J., Sousa, J. P., Wouterse, M. y Lemanceau, P. 2015. *Ecological network analysis reveals the inter-connection between soil biodiversity and ecosystem functions as affected by land use across Europe*. *Applied Soil Ecology*, 2259: 13.
- Cruz-Paredes, C. 2013. *Cuantificación de la colonización intrarradical y extrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares en un mosaico heterogéneo en el trópico seco de Veracruz*. Tesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cuenca, G., De Andrade, Z. y Escalante, G. 1998. *Diversity of Glomelean spores from natural, disturbed and revegetated communities growing on nutrient-poor tropical soils*. *Soil Biology and Biochemistry*, 30: 711-719.
- Cuenca, G. y Lovera, M. 2010. *Seasonal variation and distribution at different soil depths of arbuscular mycorrhizal fungi spores in tropical sclerophyllous shrubland*. *Botany*, 88: 54-64.
- Curaqueo, G., Acevedo, E., Cornejo, P., Seguel, A., Rubio, R. y Borie, F. 2010. *Tillage effect on soil organic matter, micorrhizal hyphae and aggregates in a mediterranean agroecosystem*. *Revista de la Ciencia del Suelo y Nutrición Vegetal*, 10(1): 12-21.
- Daniell, T. J., Husband, R., Fitter, A. H. y Young, J. P. W. 2001. *Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising arable crops*. *Federation of European Microbiological Societies, Microbiology Ecology*, 36: 203-209.
- de Souza, R. G., da Silva, D. K. A., de Mello, C. M. A., Goto, B. T., da Silva, F. S. B., Sampaio, E. V. S. B. y Maia, L. C. 2013. *Arbuscular mycorrhizal fungi in revegetated mined dunes*. *Land Degradation & Development*, 24: 147-155.
- Dirzo, R. y Raven, P. 2003. *Global state of biodiversity and loss*. *Annual Review of Environmental Resources*, 28: 137-167.
- Douds, D. D., Johnson, C. R. y Koch, K. E. 1988. *Carbon cost of the fungal symbiont relative to net leaf P accumulation in a split-root VA mycorrhizal symbiosis*. *Plant Physiology* 86: 491-496.
- Eissenstat, D. M., Graham, J. H., Syvertsen, J. P. y Drouillard, D.L. 1993. *Carbon economy of sour orange in relation to mycorrhizal colonization and phosphorus status*. *Annals of Botany*, 71: 1-10.
- Evans, D. G. y Miller, M. H. 1990. *The role of the external mycelial network in the effect of soil disturbance upon vesicular mycorrhizal colonization of maize*. *New Phytologist*, 114: 65-71.
- Fahrig, L. 2003. *Effects of habitat fragmentation on biodiversity*. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 487-515.
- FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations. 1994. *Mangrove forest management guidelines*. Forest Resources Development Brnach, Forestry Division. FAO Forest Department. Rome, Italy. 345.
- Fellbaum, C. R., Mensah, J. A., Cloos, A. J., Strahan, G. E., Pfeffer, P. E., Kiers, E. T. y Bücking, H. 2014. *Fungal nutrient allocation in common mycorrhizal networks is regulated by the carbon source strenght of individual host plants*. *New Phytologist*, 203: 646-656.
- Fließbach, A., Hany, R., Rentsch, D., Frei, R. y Eyhorn, F. 2000. *Soil organic matter quality and soil aggregate stability in organic and conventional soils*. En: Alfo'ldi, T., Lockeretz, W., Niggli, U. (Eds.), 13th International

International Federation of Organic Agriculture Movements, Scientific Conference, IFOAM—The World Grows Organic, Basel.

- Frostegård, A., Tunlid, A. y Bååth, E. 1991. *Microbial biomass measured as total lipid phosphate in soils of different organic content*. Journal of Microbiological Methods, 14: 151-163.
- Gehring, C. A. y Connell, J. H. 2006. *Arbuscular mycorrhizal fungi in the tree seedlings of two Australian rain forest: occurrence, colonization and relationships with plant performance*. Mycorrhiza, 16 (2): 89-98.
- Geist, H. J. y Lambin, E. F. 2001. *What drives tropical deforestation? A meta-analysis of proximate and underlying causes of deforestation based on subnational case study evidence*. Land Use and Climate Change Report, 4.
- Geist, H. y E. Lambin. 2002. *Proximate causes underlying driving forces of tropical deforestation*. BioScience, 52: 143-150.
- Given, D. R., Dixon, K. W., Barret, R. L. y Sivasithamparam, K. 2002. *Plant conservation and biodiversity: the place of microorganisms*. En: Sivasithamparam, K., K. W. Dixon y R. L. Barret (eds.). *Microorganisms in plant conservation and biodiversity*. Springer, Holanda, 1-18.
- Grigera, M. S., Drijber, R. A. y Wienhold, B. J. 2007. *Increased abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in soil coincides with the reproductive stages of maize*. Soil Biology and Biochemistry, 39: 1401-1409.
- Gryndler, M., Larsen, J., Hřselová, H., Řezáčová, V., Gryndlerová, H. y Kubát, J. 2006. *Organic and mineral fertilization, respectively, increase and decrease the development of external mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi in a long-term field experiment*. Mycorrhiza, 16: 159-166.
- Gryndler, M., Hřselová, H., Cajthaml, T., Havránková, M., Řezáčová, V., Gryndlerová, H. y Larsen, J. 2009. *Influence of soil organic matter decomposition on arbuscular mycorrhizal fungi in terms of asymbiotic hyphal growth and root colonization*. Mycorrhiza, 19: 255-266.
- Guadarrama, P. Álvarez-Sánchez, F. J. y Estrada-Torres, A. 2004. *Phosphorus dependence in seedlings of a tropical pioneer tree: the role of arbuscular mycorrhizae*. Journal of Plant Nutrition, 27: 1-6.
- Guevara, S., Laborde, J. y Sánchez-Ríos, G. 2004. *La deforestación*. En: Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.). *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología A. C. Veracruz, México, 85-109.
- Gui, H., Hyde, K., Xu, J. y Mortimer, P. 2017. *Arbuscular mycorrhiza enhance the rate of litter decomposition while inhibiting soil microbial community development*. Nature, Scientific Reports, 7: 42184.
- Harris, D., Pacovsky, R.S. y Paul, E.A. 1985. *Carbon economy of soybean–Rhizobium–Glomus associations*. New Phytologist, 101: 427–440.
- Hawkins, H. J. y George, E. 2001. *Reduced ¹⁵N-nitrogen transport through arbuscular mycorrhizal hyphae to *Triticum aestivum* L. supplied with ammonium vs. nitrate nutrition*. Annals of Botany, 87: 303-311.
- Hayman, D. S., Johnson, A. M. y Ruddlesdin, I. 1975. *The influence of phosphate and crop species on endogone spores and vesicular-arbuscular mycorrhiza under field conditions*. Plant Soil, 43: 489-495.
- van der Heijden, M. G. A., Boller, T., Wiemken, A. y Sanders, I. R. 1998. *Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure*. Ecology, 79: 2082-2091.
- Helgason, T., Daniell, T. J., Husband, R., Fitter, A. H. y Young, J. P. W. 1998. *Ploughing up the wood-wide web? Nature*, 394: 431.

- Hodge, A., Campbell, C. D. y Fitter, A. H. 2001. *An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material*. Letters to Nature, Nature, 413: 297-299.
- 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.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., Dirzo, R. y Núñez-Farfan, J. 1997. *La vegetación*. En: González-Soriano, E., Dirzo, R., Vogt, R. C. (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 61-85.
- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca-Colín, S. 1995. *Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Revista de Biología Tropical, 43(1-3): 75-115.
- Jakobsen, I. y Rosendahl, L. 1990. *Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants*. New Phytologist, 115: 77-83.
- Janos, D. P. 1993. *Vesicular-arbuscular mycorrhizae of epiphytes*. Mycorrhizae, 4: 1-4.
- Jansa, J., Erb, A., Hans-Rudolf, O., Smilauer, P. y Egli, S. 2014. *Soil and geography are more important determinants of indigenous arbuscular mycorrhizal communities than management practices in Swiss soils*. Molecular Ecology, 23: 2118-2135.
- Johnson, D., Vandenkoornhuys, P. J., Leake, J. R., Gilbert, L., Booth, R. E., Grime, J. P., Young, J. P. W. y Read, D. J. 2004. *Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland macrocosms*. New Phytologist, 161: 503-515.
- Johnson, N. C., Zak, D. R., Tilman, D. y Pfleger, F. L. 1991. *Dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizae during old field succession*. Oecologia, 86: 349-358.
- Johnson, N. C. 1993. *Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae?* Ecological Applications, 3(4): 749-757.
- Johnson, N. C. y Wedin, D. A. 1997. *Soil carbon, nutrients and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland*. Ecological Society of America, Ecological Applications, 7(1): 171-182.
- Johnson, N. C., Rowland, D. L., Corkidi, L., Egerton-Warburton, L. M. y Allen, E. B. 2003. *Nitrogen enrichment alters mycorrhizal allocation at five mesic to semiarid grasslands*. Ecology, 84: 1895-1908.
- Johnson, N. C., Hoeksema, J. D., Bever, J. D., Chaudhary, V. B., Gehring, C., Klironomos, J., Koide, R., Miller, R. M., Moore, J., Moutoglis, P., Schwartz, M., Simard, S., Swenson, W., Umbanhowar, J., Wilson, G. y Zabinski, C. 2006. *From Lilliput to Brobdingnag: Extending models of mycorrhizal function across scales*. BioScience Magazine, 56(11): 889-900.
- Johnson, N. C. 2010. *Tansley review: Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales*. New Phytologist, 185: 631-647.
- Johnson, N. C., Wilson, G. W., Bowker, M. A., Wilson, J. A. y Miller, R. M. 2010. *Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 107(5): 2093-2098.

- Joner, E. J. y Jakobsen, I. 1995. *Growth and extracellular phosphatase activity of arbuscular mycorrhizal hyphae as influenced by soil organic matter*. Soil Biology and Biochemistry, 27: 1153-1159.
- Karasawa, T., Kasahara, Y. y Takebe, A. 2002. *Differences in growth responses of maize of preceding cropping caused by fluctuation in the population of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi*. Soil Biology and Biochemistry, 34: 851-857.
- Kellman, M. y Tackaberry, R. 1997. *Tropical Environments*. London, Routledge.
- Kiers, E. T., Duhamel, M., Beesetty, Y., Mensah, J. A., Franken, O., Verbruggen, E., Fellbaum, C. R., Kowalchuk, G. A., Hart, M. M. y Bago, A. 2011. *Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis*. Science, 333: 880-882.
- Koch, K.E. y Johnson, C.R. 1984. *Photosynthate partitioning in split-root citrus seedlings with mycorrhizal and non-mycorrhizal root systems*. Plant Physiology, 75: 26–30.
- Krashevskaya, V., Klärner, B., Widyastuti, R., Maraun, M. y Scheu, S. 2015. *Impact of tropical lowland rainforest conversion into rubber and oil palm plantations on soil microbial communities*. Biology Fertil Soils, Springer, online publishing.
- Lal, R., Cerri, C., Bernoux, M., Etchevers, J. y Cerri, E. 2006. *Carbon sequestration in soils of Latin America*. Food Products Press. Nueva York, 554.
- Laurance, W. F., P. Delamonica, S. Laurance, H. Basconcelos y Lovejoy, T. 2000. *Rainforest fragmentation kills big trees*. Nature, 428: 171-175.
- Lozano-Contreras, M. G., Rivas-Pantoja, F. y Castillo-Huchim, J. E. 2013. *Crecimiento de plántulas de Brachiaria brizantha en respuesta a la aplicación de hongos micorrizógenos y bacterias diazotróficas*. Pastos y Forrajes, 32(2): 227-232.
- Manzoni, S., Schimel, J. P. y Porporato, A. 2012. *Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis*. Ecology, 93: 930-938.
- Mendoza, E., J. Fay y R. Dirzo. 2005. *A quantitative analysis of forest fragmentation in “Los Tuxtlas” southeast Mexico: Patterns and implications for conservation*. Revista Chilena de Historia Natural, 78: 451-467.
- Miller, R. M., Reinhardt, D. R. y Jastrow, J. D. 1995. *External hyphal production of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tallgrass prairie communities*. Oecologia, 103: 17-23.
- Mummey, D. L., Rillig, M. C. y Holben, W. E. 2005. *Neighboring plant influences on arbuscular mycorrhizal fungal community composition as assessed by T-RFLP analysis*. Plant and Soil, 271: 83-90.
- Nakano, A., Takahashi, K. y Kimura, M. 1999. *The carbon origin of arbuscular mycorrhizal fungi estimated from ^{δ13}C values of individual spores*. Mycorrhiza, 9: 41–47.
- Nichols, P., Stulp, B. K., Jones, J. G. y White, D. C. 1986. *Comparison of fatty acid content and DNA homology of the filamentous gliding bacteria Vitreoscilla, Flexibacter, Filibacter*. Arch Microbiology, 146: 1-6.
- Neher, D. A. 1999. *Soil community and ecosystem processes: comparing agricultural ecosystems with natural ecosystems*. Agroforestry Systems, 45: 159-185.
- Nuccio, E. E., Hodge, A., Pett-Ridge, J., Herman, D. J., Weber, P. K. y Firestone, M. K. 2013. *An arbuscular mycorrhizal fungus significantly modifies the soil bacteria community and nitrogen cycling during litter decomposition*. Environmental Microbiology, 15: 1870-1881.

- OECD (Organisation for Economic Cooperation and Development). 2004. *Agricultural impacts on soil erosion and soil biodiversity: Developing indicators for policy analysis*. en: *Proceedings of an OECD Expert Meeting*, 25–28 March 2003, Rome, Italy.
- O'Halloran, I. P., Miller, M. y Arnold, G. 1986. *Absorption of P by corn (Zea mays L.) as influenced by soil disturbance*. Canadian Journal of Soil Science, 66: 287-302.
- Olsson, P.A. 1999. *Signature fatty acids provide tools for determination of distribution and interactions of mycorrhizal fungi in soil*. Federation of European Microbiological Societies, Microbiology Ecology, 29: 303-310.
- Paulitz, T. C. y Linderman, R. G. 1991. *Mycorrhizal interactions with soil organisms*. en: Arora, D. K., Rai, B., Mukerji, K. G. y Knudsen, G. R. (eds.), *Handbook of applied mycology*, vol. 1-Soil and plants. Marcel Dekker, Mew York, 77-128.
- Peña-Venegas, C. P., Cardona, G. I., Arguelles, J. H. y Arcos, A. L. 2007. *Micorrizas arbusculares del sur de la amazonia colombiana y su relación con algunos factores fisicoquímicos y biológicos del suelo*. Amazonian Act, 37: 327-336.
- Pfeffer, P.E., Douds, D.D., Be'card, G., Shachar-Hill, Y. 1999. *Carbon uptake and the metabolism and transport of lipids in and arbuscular mycorrhiza*. Plant Physiology 120, 587–598.
- Plenchette, C. 1989. *Potential infectieux mycorrhizogène du sol des parcelles du dispositif Deherain*. Comptes rendus de l'Académie des France, 75: 23-29.
- Plenchette, C., Clermont-Dauphin, C., Meynard, J. M. y Fortin, J. A. 2005. *Managing arbuscular mycorrhizal fungi in cropping systems*. Canadian Journal of Plant Science, 85: 31-40.
- Purata, V. E. 1986. *Studies on secondary succession in Mexican tropical rain forest*. Acta universitaria Upsaliensis. Comprehency Summaries of Uppsala Dissertations from the faculty of Science.
- Read, D. J. 1999. *Mycorrhiza-The state of the art*. en: A. K. Varma y B. Hock (eds.). *Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology*. Springer, Freising, 704.
- Reading, A. J., Thompson, R. D. y Millington, A. C. 1995. *Humid Tropical Environments*. Blackwell, Oxford.
- Rillig, M. C. 2004. *Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes*. Ecology Letters, 7: 740-754.
- Ronn, R., Gavito, M., Larsen, J., Jakobsen, I., Frederiksen, H. y Christensen, S. 2002. *Response of free-living soil protozoa and microorganisms to elevated atmospheric CO₂ and presence of mycorrhiza*. Soil Biology Biochemistry, 34: 923-932.
- Sasser, M. 1990. *Identification of bacteria through fatty acid analysis*. en: Clement, Z., Rudolph, K., Sands, D. C. (eds.), *Methods in Phytobacteriology*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 199-204.
- Schappe, T., Albornoz, F. E., Turner, B. L., Neat, A., Condit, R. y Jones, F. A. 2017. *The role of soil chemistry and plant neighbourhoods in structuring fungal communities in three Panamanian rainforest*. British Ecological Society, Journal of Ecology, 105: 569-579.
- Serrano-Ysunza, A. A. 2012. *Análisis de la colonización y producción de la micorriza arbuscular en dos especies de árboles en una selva húmeda*. Tesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Smith, T. F. 1978. *A note on the effect of soil tillage on the frequency and vertical distribution of spores of vesicular-arbuscular endophytes*. Australian Journal of Soil Research, 16: 359-361.

- Smith, J. L. y Paul, E. A. 1990. *The significance of soil microbial biomass estimations*. en: Bollag, J. M. y Stotzky, G. (eds.), *Soil Biochemistry* 6. Marcel Dekker, New York, 357–396.
- Smith, S. E. y Read, D. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. 3ra edición. Academic Press, Inglaterra.
- Smith, S. E. y Smith, F. A. 2012. *Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth*. *Mycologia*, 104: 1-13.
- Sommer-Cervantes, I., Flores-Delgadillo, L. y Gutiérrez-Ruíz, M. 2003. *Caracterización de los suelos de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”*. en: Álvarez-Sánchez, F. J. y E. Naranjo-Suárez (eds.). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A. C., Veracruz, México, 17-67.
- Sosa, V. y Gómez-Pompa, A. (comp.). 1994. *Lista Florística*. Flora de Veracruz. Fascículo 82. Instituto de Ecología, A. C., Veracruz, México.
- Soto, M. y Gama, L. 1997. *Climas*. en: González-Soriano, E., R. Dirzo y R. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México D. F., 7-23.
- Souza, T. 2015. *Handbook of arbuscular mycorrhizal fungi*. Springer International Publishing Switzerland, 153.
- Svenningsen, N. B., Watts-Williams, S. J., Joner, E. J., Battini, F., Efthymiou, A., Cruz-Paredes, C., Nybroe, O. y Jakobsen, I. 2017. *Suppression of the activity of arbuscular mycorrhizal fungi by the soil microbiota*. Springer Nature, Online publishing, open acces.
- Toledo, V. M. y Ordóñez, M. J. 1998. *El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres*. en: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). *Diversidad biológica de México*. Instituto de Biología, UNAM. México, 739-757.
- Tunlid, A. y White, D.C. 1992. *Biochemical analysis of biomass community structure, nutritional status, and metabolic activity of microbial communities in soil*. en: Stotzky, G., Bollag, J.-M. (eds.). *Soil Biochemistry*, vol. 7. Marcel Dekker, New York, NY, USA, 229–262.
- Valentine, A. J., Osborne, B. A. y Mitchell, D. T. 2002. *Form of inorganic influences mycorrhizal colonization and photosynthesis of cucumber*. *Scientia Horticulturae*, 92: 229-239.
- Vandenkoornhuyse, P., Ridgway, K. P., Watson, I. J., Fitter, A. H. y Young, J. P. W. 2003. *Co-existing grass species have distinctive arbuscular mycorrhizal communities*. *Molecular Ecology*, 3085-3095.
- Vasconcellos, R. L. F., Bonfim, J. A., Baretta, D. y Cardoso, E. J. B. N. 2013. *Arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin-related soil protein as potential indicators of soil quality in a recuperation gradient of Atlantic forest in Brazil*. John Wiley & Sons, Limited, Land Degradation & Development, online publishing.
- Velázquez, A., Mas, J. F., Díaz-Gallegos, J. R., Mayorga-Saucedo, R., Alcántara, P. C., Castro, R., Fernández, T., Bocco, G., Ezcurra, E. y Palacio, J. L. 2002. *Patrones y tasas de cambio de uso de suelo en México*. *Gaceta Ecológica*, 62: 21-37.
- Veresoglou, S. D., Chen, R. y Rillig, M. C. 2012. *Arbuscular mycorrhizal and soil nitrogen cycling*. *Soil Biology and Biochemistry*, 46: 53-62.
- Walker, R. W. 1969. *Cis-11hexadecanoic acid from *Cytophaga hutchinsonii* lipids*. *Lipids*, 4: 15-18.
- Wall, D. H., Bardgett, R. D., Behan-Pelletier, V., Herrick, J. E., Jones, H., Ritz, K., Six, J., Strong, D. R. y van der Putten, W. H. 2012. *Soil Ecology and Ecosystem Services*. Oxford University Press, Oxford, 406.

- Willis, A., Rodrigues, B. F. y Harris, P. J. C. 2013. *The ecology of arbuscular mycorrhizal fungi*. Critical Reviews in Plant Sciences, 32: 1, 1-20.
- Wilkinson, D. M. 1997. *The role of seed dispersal in the evolution of mycorrhizae*. Oikos, 78: 394-396.
- Weller, D. M., Raaijmakers, J. M., Gardener, B. B. M. y Thomashow, L. S. 2002. *Microbial populations responsible for soil suppressiveness to plant pathogens*. Annual Review of Phytopathology, 40: 309-320.
- Yocom, D. H., Larsen, H. J. y Boosalis, M. G. 1985. *The effects of tillage treatments and a fallow season on VA mycorrhizae in winter wheat*. Proc. 6th North American Conference on Mycorrhizae, Bend, OR.

X. Anexos

Anexo 1. Extracción de ácidos grasos (Sasser, 1990)

Saponificación

Durante esta etapa, se produce una lisis celular. Los ácidos grasos son separados de los lípidos celulares y convertidos en sus correspondientes sales de sodio.

- Pesar 1.0 g de suelo liofilizado y transferirlo a un tubo de ensayo con tapa de teflón
- Agregar 2 ± 0.1 ml del reactivo 1 a cada tubo (base metabólica compuesta por 45g de NaOH, 150ml de metanol y 150ml de agua desionizada y destilada)
- Cerrar tubos con tapa de teflón
- Agitar cada tubo en vortex de 5 a 10 segundos
- Colocar tubos en baño maría a 100 °C por 5 minutos
- Enfriar tubos y agitar en vortex de nuevo
- Colocar tubos en baño maría por otros 25 minutos más a 100 °C
- Colocar los tubos en agua fría

Metilación

Las sales sódicas de los ácidos grasos se convierten en ésteres metílicos para incrementar la volatilidad de los ácidos grasos para el análisis por cromatografía de gases.

- Después de enfriar los tubos, agregar 4 ± 0.1 ml de reactivo 2 (reactivo de metilación con 325 ml de HCl 6N en 275 ml de metanol)
- Agitar en vortex de 5 a 10 segundos
- Calentar tubos en baño maría a 80 °C por 10 minutos
- Enfriar los tubos rápidamente en agua fría

Extracción

En la extracción de los ésteres metílicos se transfieren de la fase acuosa acida a la fase orgánica con la técnica de extracción líquida-líquida.

- Agregar 2.5 ml de reactivo 3 (1:1 v/v de hexano: éter metil terbutílico)
- Agregar a cada tubo 100 µl de estándar interno 19:0 ácido nonanodecanoico metil éster
- Agitar en vortex hasta resuspender las muestras para evitar sedimentación del suelo en la base del tubo y que todos los reactivos tengan contacto con la muestra de suelo
- Rotar los tubos por 10 minutos
- Centrifugar tubos por 5 minutos a 2000 r. p. m.
- Remover sobrenadante con una pipeta pasteur (una nueva para cada muestra) y colocarlo en un tubo nuevo

Lavado básico

Eliminación de ácidos grasos libres y los agentes residuales.

- Agregar 6 ± 0.1 ml de reactivo 4 (solución básica de NaOH diluído en agua destilada y desionizada)
- Rotar los tubos 5 por minutos
- Centrifugar los tubos por 3 minutos a 3000 r. p. m.
- Remover el sobrenadante y colocarlo en frascos viales
- Evaporar los frascos viales en la campana de extracción durante toda la noche
- En nuevos frascos viales, agregar 200 µl de hexano y colocar en cada uno de ellos un “baby vial” o inserto
- En los frascos viales que contienen la muestra evaporada de ácidos grasos, agregar 80 µl de hexano para resuspender los ácidos grasos y agitar en vortex
- Después de agitar la muestra y resuspender los ácidos grasos, transferir 80 µl de los ácidos grasos al frasco vial que contiene el inserto o “baby vial” correspondiente y cerrar con tapa hermética para evitar evaporación de la muestra
- Los sobrantes de las muestras pueden ser almacenados a -20 °C como respaldo

Anexo 2. Correlaciones entre el ácido graso 16:1 ω 5 y otros ácidos grasos característicos de diversos grupos de microorganismos del suelo.

Durante la temporada de **Lluvias 2014** la comunidad de bacterias GRAM + tuvo una correlación positiva con el ácido graso 16:1 ω 5; el ácido graso 16:0 *iso* fue el que tuvo la correlación más alta ($r = 0.58$; $p < 0.0001$), seguido por el ácido graso 17:0 *anteiso* ($r = 0.56$; $p < 0.0001$), luego el ácido graso 15:0 *anteiso* ($r = 0.4$; $p = 0.00003$), después el ácido graso 15:0 *iso* ($r = 0.35$; $p = 0.0002$) y por último el ácido graso 14:0 *iso* ($r = 0.28$; $p = 0.004$). El grupo de actinobacterias (G+) determinado por el ácido graso 17:0 *10-methyl* tuvo una correlación positiva con el ácido graso 16:1 ω 5 ($r = 0.4$; $p = 0.00003$) y el grupo general de hongos determinado por el ácido graso 18:2 ω 6 tuvo una correlación positiva con el ácido graso 16:1 ω 5 ($r = 0.56$; $p < 0.0001$). La comunidad de bacterias GRAM - tuvo una correlación positiva con el ácido graso 16:1 ω 5; las bacterias GRAM - que son identificadas con el ácido graso 19:0 *cyclo ω 8c* tuvieron la correlación más alta ($r = 0.34$; $p = 0.00135$), después el grupo de bacterias identificadas con el ácido graso 16:0 *3OH* ($r = 0.28$; $p = 0.0097$) y por último el grupo de bacterias con el ácido graso 12:0 *3OH* ($r = 0.23$; $p = 0.032$).

En la temporada de **Secas 2015** la comunidad de bacterias GRAM + tuvo una correlación positiva con el ácido graso 16:1 ω 5; las bacterias GRAM + que son identificadas con el ácido graso 16:0 *iso* tuvieron la correlación más alta ($r = 0.57$; $p < 0.0001$), después las bacterias que se identifican con el ácido graso 15:0 *anteiso* ($r = 0.55$; $p < 0.0001$), luego las bacterias con el ácido graso 14:0 *iso* ($r = 0.54$; $p < 0.0001$), seguidas por las bacterias con el ácido graso 15:0 *iso* ($r = 0.51$; $p < 0.0001$) y por último el grupo de bacterias GRAM + que se identifica con el ácido graso 17:0 *anteiso* ($r = 0.5$; $p < 0.0001$). El grupo de actinobacterias (G+) se identifica con el ácido graso 17:0 *10-methyl* y tuvo una correlación positiva con el ácido graso 16:1 ω 5 ($r = 0.4$; $p = 0.000027$), así como el ácido graso que identifica al grupo general de hongos en el suelo 18:2 ω 6 ($r = 0.54$; $p < 0.0001$). Las concentraciones de ácidos grasos de la comunidad de bacterias GRAM - tuvieron una correlación positiva con el ácido graso 16:1 ω 5; el grupo de bacterias GRAM - que se identifica con el ácido graso 16:0 *3OH* tuvo la correlación más alta ($r = 0.42$; $p = 0.000062$), después el grupo de bacterias que se identifica con el ácido graso

12:0 3OH ($r = 0.4$; $p = 0.000168$) y por último el grupo de bacterias GRAM - que se identifica con el ácido graso 19:0 *cyclo ω8c* ($r = 0.22$; $p = 0.036$).

Anexo 3. Valores de correlación de cada variable por componentes necesarios para identificar variables más importantes para el análisis de componentes principales.

Tabla 1. Correlación entre factores y variables de los componentes bióticos durante la temporada seca.

Variable	Factor-variable correlations, based on correlations		
	Factor 1	Factor 2	Factor 3
longitud de micelio	-0,794112	0,371604	0,480933
colonización total	-0,509278	-0,853900	0,107192
16:1w5	-0,836548	0,167089	-0,521793

Tabla 2. Correlación entre factores y variables de los componentes abióticos durante la temporada seca.

Variable	Factor-variable correlations, based on correlations						
	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7
contenido hídrico	-0,164099	0,251552	-0,845054	-0,435923	0,067637	-0,031043	0,010429
pH suelo	-0,219251	0,661557	0,542145	-0,406974	0,137809	-0,189024	-0,001236
C total	-0,963770	0,054407	0,010107	0,010500	0,099948	0,200415	-0,133489
N total	-0,944659	0,074056	0,073927	0,076411	0,164110	0,220158	0,124216
P	-0,820250	0,017321	0,014051	-0,058054	-0,557544	-0,110887	0,013112
NO ₃	-0,687764	-0,564152	-0,072378	0,112528	0,236598	-0,367196	-0,000591
NH ₄	0,085134	-0,764393	0,252729	-0,571895	-0,022711	0,130277	0,005628

Tabla 3. Correlación entre factores y variables de los componentes bióticos durante la temporada lluviosa.

Variable	Factor-variable correlations, based on correlations		
	Factor 1	Factor 2	Factor 3
longitud de micelio	-0,803717	0,264518	0,532982
% colonización	-0,498422	-0,866920	-0,005041
16:1w5	-0,801919	0,273712	-0,531044

Tabla 4. Correlación entre factores y variables de los componentes abióticos durante la temporada lluviosa.

Variable	Factor-variable correlations, based on correlations						
	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7
contenido hídrico	-0,700838	0,026218	0,644447	-0,153121	-0,166794	0,203256	0,015733
pH suelo	-0,786327	0,444670	0,298155	-0,018275	0,075218	-0,296929	-0,030054
C total	-0,899071	-0,266333	-0,154637	-0,228226	0,130059	-0,051906	0,158521
N total	-0,814795	-0,289687	-0,313811	-0,181473	-0,325885	-0,089025	-0,081571
P	-0,632859	0,597013	-0,415847	-0,164390	0,074701	0,192168	-0,024568
NO ₃	-0,766539	0,079831	-0,106113	0,610442	-0,134904	0,031463	0,054377
NH ₄	-0,842296	-0,393641	0,063081	0,131600	0,311624	0,076582	-0,106360