



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Diversidad y abundancia de hongos
micorrizógenos arbusculares en la Selva
Lacandona, Chiapas, México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

HERNÁNDEZ ORO LILIAN



**DIRECTOR DE TESIS:
Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez**

2013

Hoja de datos del jurado

1. Datos de la alumna

Hernández
Oro
Lilian
5549195323
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
306074848

2. Datos del Tutor

Dr.
Francisco Javier
Álvarez
Sánchez

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Yolanda
Nava
Gutiérrez

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Silvia
Castillo
Argüero

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Francisco Javier
Álvarez
Sánchez

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Laura Verónica
Hernández
Cuevas

7. Datos del sinodal 5

M. en C.
María Julia
Carabias
Lillo

8. Datos del trabajo escrito

Diversidad y abundancia de hongos micorrizógenos arbusculares en la Selva Lacandona, Chiapas, México
90 p.
2013



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
Secretaría General
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ
Director General
Dirección General de Administración Escolar
P r e s e n t e

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

Diversidad y abundancia de hongos micorrizógenos arbusculares en la Selva Lacandona, Chiapas, México

realizado por **Hernández Oro Lilian** con número de cuenta **3-0607484-8** quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dra. Yolanda Nava Gutiérrez

Propietario Dra. Silvia Castillo Argüero

Propietario Tutor Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez

Suplente M. en C. Laura Verónica Hernández Cuevas

Suplente M. en C. María Julia Carabias Lillo

Atentamente

“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU ”
Ciudad Universitaria, D. F., a 23 de octubre de 2013
EL JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

MAG/mdm

Dedicatoria

A mis padres por su apoyo incondicional y paciencia durante estos cinco años, ya que sin ustedes no habría podido haber terminado la carrera, muchísimas gracias y LOS QUIERO MUCHO.

A mi hermana Nelly, por su paciencia durante mis desvelos.

A todas las personas que me apoyaron para que mi sueño de titularme se hiciera realidad, ¡MIL GRACIAS!

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Javier Álvarez Sánchez por su asesoría durante la realización de la tesis, además por sus consejos, paciencia, ayuda y dedicación.

A mis sinodales: Dra. Yolanda Nava Gutiérrez, Dra. Silvia Castillo Argüero, M. en C. Laura Hernández Cuevas y M. en C. Julia Carabias Lillo. A ustedes muchas gracias por todos sus comentarios durante la revisión de la tesis.

A la Dra. Irene Sánchez Gallen por ayudarme desde un principio con la técnica de extracción de esporas, también en la elaboración de las curvas de acumulación de especies y en el índice de similitud de Sørensen, además de sus comentarios y preguntas que me ayudaron a mejorar el escrito.

A la Dra. Guadalupe Barajas Guzmán por su asesoría en los análisis estadísticos.

A la M. en C. Dulce María Moreno por la elaboración del mapa de los sitios de colecta.

A la M. en C. Laura V. Hernández Cuevas por la identificación de esporas y por su ayuda en la elaboración de las macetas trampa.

A Paula Melli por facilitar información de cada uno de los sitios.

A todas las personas que ayudaron en el muestreo de los sitios.

A todos los profesores del taller que semestre a semestre me ayudaron con sus comentarios y observaciones.

A mi amiga Martha Berenice por su amistad y apoyo incondicional, además por su ayuda en la elaboración de las macetas trampa.

A Carlos Jair por todos estos años de amistad, por sus consejos y su apoyo incondicional.

A Maira por su amistad y por acompañarme a Tlaxcala a traer el suelo de las macetas trampa.

A Ignacio Cuevas por sus consejos durante la técnica de extracción y montaje de esporas.

A mis papás porque sin su apoyo y esfuerzo durante cinco años no habría logrado terminar la carrera.

Al Proyecto “Grupos funcionales de hongos micorrizógenos arbusculares y restauración de ecosistemas tropicales” en colaboración con la Universidad Autónoma de Chiapas y con Natura A.C.

Al proyecto PAPIME PE208412 “Biodiversidad Microbiana de México” por la beca otorgada durante la realización de la tesis.

ÍNDICE

RESUMEN.....	8
1. INTRODUCCIÓN.....	10
1.1. Hongos micorrizógenos arbusculares (HMA).....	10
1.2. Esporas de HMA.....	12
1.3. Importancia de HMA en los ecosistemas.....	14
1.4. Factores que influyen en la abundancia y distribución de HMA.....	16
1.5. Distribución espacio-temporal de HMA.....	18
1.6. HMA en ecosistemas tropicales.....	22
1.7. Importancia de HMA en ambientes con cambios de uso de suelo.....	22
2. ANTECEDENTES.....	25
2.1. Estudios sobre riqueza y abundancia de HMA en los trópicos.....	25
2.2. Estudios sobre riqueza y abundancia de HMA en México.....	29
3. OBJETIVOS.....	35
3.1. Objetivo general.....	35
3.2. Objetivos particulares.....	35
4. HIPOTESIS.....	35
5. MÉTODOS.....	36
5.1. Área de estudio.....	36
5.1.1. Fisiografía, morfología y geología.....	37
5.1.2. Clima.....	38
5.1.3. Suelo.....	39
5.1.4. Vegetación.....	40
5.1.5. Cambio de uso de suelo y fragmentación.....	41

5.7. Trabajo de campo.....	44
5.7.1. Sitios de recolección.....	44
5.7.2. Recolección de suelo.....	45
5.8. Trabajo de laboratorio.....	46
5.8.1. Extracción de esporas.....	46
5.9. Análisis de datos.....	48
6. RESULTADOS.....	50
6.1. Riqueza de especies.....	50
6.2. Abundancia de esporas.....	54
6.3. Riqueza de especies entre sitios.....	54
6.4. Riqueza de especies entre temporadas.....	55
6.5. Abundancia de esporas entre sitios.....	58
6.6. Abundancia de esporas entre temporadas.....	60
6.7. Índice de Diversidad de Shannon-Wiener (H').....	62
6.8. Equitatividad.....	63
6.9. Índice de Similitud de Sørensen.....	64
6.10. Curvas de acumulación de especies.....	65
7. DISCUSIÓN.....	67
8. CONCLUSIONES.....	75
9. LITERATURA CITADA.....	76
Anexo. Separación de esporas. Método modificado de Brundrett <i>et al.</i> (1996).....	89

RESUMEN

El municipio de Marqués de Comillas ubicado en la Selva Lacandona en el estado de Chiapas, ha sido afectado principalmente por cambio de uso de suelo por actividades agropecuarias y como consecuencia se tiene un paisaje fragmentado. El objetivo de este estudio fue estimar la riqueza de especies y abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), y caracterizar así la estructura de la comunidad en sitios con algún cambio de uso de suelo y en sitios conservados de selva en temporada de secas (abril) y lluvias (diciembre) durante el año 2010. Los sitios se ordenaron en un gradiente sucesional, separando etapas de regeneración de acuerdo a las formas de crecimiento, biomasa vegetal y del mantillo, y características del suelo. Se colectaron cinco muestras de suelo al azar por sitio, teniendo un total de 120 muestras. Las esporas fueron separadas de la muestra, montadas, cuantificadas e identificadas. Se identificaron 45 especies pertenecientes a los géneros: *Acaulospora*, *Ambispora*, *Archaeospora*, *Claroideoglossum*, *Diversispora*, *Entrophospora*, *Funneliformis*, *Gigaspora*, *Glomus*, *Racocetra*, *Rhizophagus*, *Sclerocystis*, *Scutellospora* y *Septoglossum*.

Para estimar la diversidad de especies de HMA se utilizó el Índice de Shannon-Wiener (H'), el cual refleja que durante la temporada de secas un sitio de la etapa 4 es el más diverso y un sitio de la etapa 1a es el menos diverso, durante la temporada de lluvias un sitio de la etapa 4b presentó los valores más altos y un sitio de la etapa 1b presentó los valores más bajos de diversidad. También se calculó la equitatividad para observar la distribución de la abundancia de las especies en cada uno de los sitios y en ambas temporadas. Para la temporada de secas los valores más altos se presentaron en los dos sitios de la etapa 4a y los valores más bajos en un sitio de la etapa 1a, sin embargo en la

temporada de lluvias se presentaron los valores más altos en un sitio de la etapa 4b y los valores más bajos en un sitio de la etapa 1b. Se utilizó el índice de similitud de Sørensen para comparar los sitios en términos de composición de especies durante ambas temporadas (secas y lluvias) obteniendo dos dendogramas con base en el agrupamiento por promedio. Se observó que durante la temporada de secas los sitios comparten el 40% de las especies, mientras que durante la temporada de lluvias los sitios solo comparten en 30% de las especies.

Utilizando un análisis de varianza (ANOVA) para los datos de riqueza de especies y abundancia de esporas, se encontraron diferencias significativas entre los sitios y las temporadas ($p < 0.05$), siendo un sitio de la etapa 2 el que presentó la mayor riqueza de especies de HMA (25) y con la menor riqueza un sitio de la etapa 1a (14). En cuanto a la abundancia de esporas igualmente el sitio de la etapa 2 presentó los valores más altos (413) y la menor abundancia de esporas se presentó en el sitio de la etapa 3b (61).

Se elaboraron curvas de acumulación de especies utilizando el índice de Jackknife 1, las cuales mostraron que sólo la curva que pertenece a los sitios de la etapa 2 alcanza la asíntota, lo que indica que el muestreo realizado fue suficiente para encontrar la mayoría de las especies. En cuanto a los demás sitios, ninguna de las curvas de acumulación de especies alcanza la asíntota; sin embargo al comparar la riqueza de especies esperada con la observada, la primera tiende a ser más alta en todos los sitios. La riqueza esperada de los HMA tampoco sigue una tendencia en comunidades con diferente etapa sucesional.

Marqués de Comillas es un sitio que alberga una gran diversidad de organismos entre ellos los HMA, ya que ocupa el segundo lugar en cuanto a riqueza de especies en México, de ahí la importancia de conservar los ecosistemas naturales remanentes de este municipio.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Hongos micorrizógenos arbusculares (HMA)

La micorriza arbuscular es una asociación que involucra a los hongos pertenecientes al phylum Glomeromycota (Schüßler *et al.*, 2001), incluye una clase (Glomeromycetes), cuatro órdenes (*Glomerales*, *Diversisporales*, *Paraglomerales* y *Archaeosporales*), once familias, 25 géneros y aproximadamente 233 especies descritas (Schüßler y Walker, 2010; Redecker *et al.*, 2013) de acuerdo a caracteres de la estructura subcelular de las esporas, aunque se ha publicado recientemente una nueva propuesta con base en el dimorfismo de las esporas (Oehl *et al.*, 2011). Los HMA son cosmopolitas (Gerdemann y Nicolson, 1963) y se encuentran ampliamente distribuidos en los trópicos (Janos, 1980; Smith y Read, 1997). Estos organismos son simbioses obligados que establecen una relación mutualista con las plantas a través de sus raíces habiéndose observado en angiospermas, pteridofitas y briofitas (Smith y Read, 2008; van der Heijden y Sanders, 2002) y su distribución depende en gran medida de la de estos organismos (Sanders, 2003). En esta relación, el hongo obtiene carbono y a cambio facilita a la planta la absorción de nutrientes, principalmente fósforo y nitrógeno (Brundrett *et al.*, 1996; Smith y Read, 2008). A pesar de esto los HMA a menudo presentan una baja especificidad por su hospedero ya que en experimentos controlados se ha observado que colonizan diferentes especies vegetales (Sanders, 2003), también se ha observado que el 80% de las plantas pertenecen a familias que forman micorrizas (Smith y Read, 2008; Brundrett, 2009), por lo que se espera que la diversidad de HMA en México pueda ser de las más altas a nivel mundial.

Los HMA tienen un micelio aseptado y delgado que al entrar en contacto con la raíz forman el apresorio (hinchamiento aplanado que se forma en el tubo de germinación de una

espora o hifa, y que se adhiere a la superficie del hospedero antes de penetrarlo con una hifa infectiva) (Ulloa *et al.*, 2006) que se extiende entre y dentro de las células corticales de la planta hospedera sin modificar su estructura radical (Redecker, 2008), donde se originan las estructuras características de estos hongos (Figura 1).

Los arbusculos son estructuras intrincadas y ramificadas que se producen a partir de ramificaciones dicotómicas de las hifas, generalmente se forman y degeneran en dos semanas; su función radica en ser sitios de transferencia de carbono, agua y minerales entre el hongo y la planta hospedera (Harley y Smith, 1984; Johnson *et al.*, 1999) (Figura 1).

Las vesículas, son estructuras intracelulares redondas, elípticas o irregulares, formadas por un hinchamiento de la hifa entre y dentro de las células corticales; almacenan fosfolípidos (Figura 1). Las vesículas son formadas generalmente por los géneros *Glomus sensu lato*, *Acaulospora* y *Entrophospora*. Especies de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora* forman estructuras en forma de vesículas integradas en racimos, generalmente ornamentadas (Hernández-Cuevas *et al.*, 2003).

Los HMA desarrollan un micelio externo que puede abarcar varios metros y con esto hacer más eficiente la exploración y absorción de nutrientes y agua (Bago *et al.*, 2000; Villegas y Fortín, 2001).

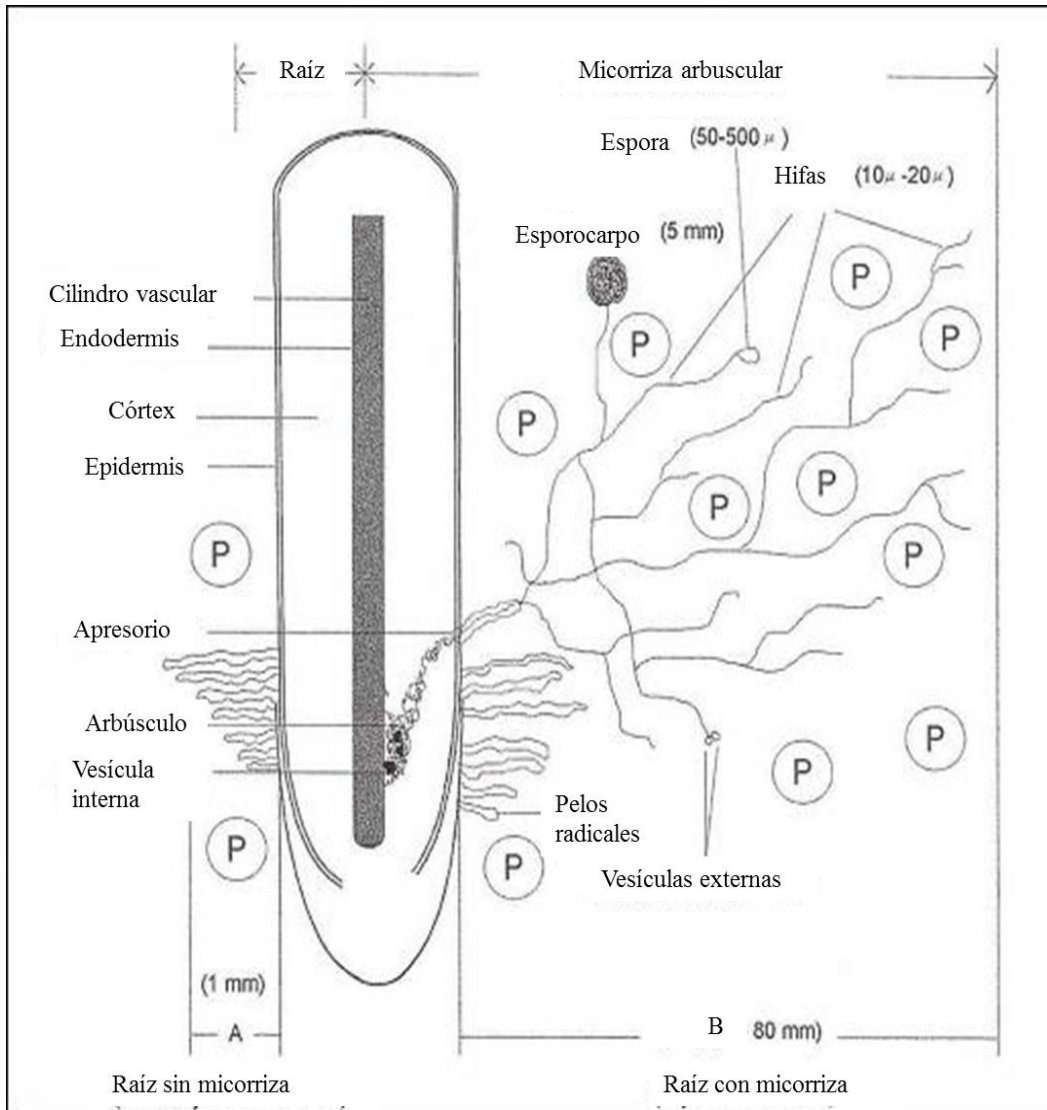


Figura 1. Colonización por hongos micorrizógenos arbusculares (Tomado de EDIS, 2009).

1.2. Esporas de HMA

No existe evidencia de que los Glomeromycota se reproduzcan sexualmente (Kuhn *et al.*, 2001), por lo que no forman estructuras de reproducción como tal, sino estructuras de resistencia que son esporas asexuales, individualizadas o en racimos, estos últimos llamados esporomas, los cuales pueden contener una capa externa de hifas especializadas llamada peridio (Morton, 1988). Las esporas funcionan como estructuras de almacenaje,

resistencia y propagación (Bonfante *et al.*, 1994) que inician como un engrosamiento en una o más de las hifas del suelo y de las raíces de las plantas (Hernández-Cuevas *et al.*, 2003). Son abundantes en glicógeno y lípidos (Morton, 1988). Aquellas con un tamaño de 40-800µm son consideradas relativamente grandes y poseen paredes gruesas, además de contener varios centenares de núcleos (Bécard y Pfeffer, 1993).

Las esporas, siendo estructuras de resistencia, pueden tolerar condiciones de estrés como la disminución de humedad y depredación por otros organismos del suelo, además de dispersarse y colonizar nuevos hábitats gracias a su transporte en el tracto digestivo de algunos insectos, lombrices y roedores (Allen, 1991).

Si las condiciones ambientales son adecuadas, la espora germina y la hifa o hifas emergentes se dirigen hacia la raíz más próxima por atracción química y la penetran; sin embargo sí no hay raíces a su alrededor en los géneros *Gigaspora*, *Scutellospora* y *Acaulospora*, el contenido hifal se retrae del extremo apical hacia la base debido a la formación de paredes intercalares que van aislando el contenido hasta que se sella la espora. Posteriormente las esporas entran en un estado de latencia que puede durar semanas a años sin perder viabilidad (Hernández-Cuevas *et al.*, 2003).

La germinación de las esporas ocurre entre los 20-28°C dependiendo de la especie (Cuenca y Lovera, 1992) y puede ser de tres formas: a) a través de un escudo de germinación como ocurre en *Acaulospora* y *Scutellospora*, b) directamente a través de la pared de la espora como en *Gigaspora* y algunas especies de *Glomus* (Siqueira *et al.*, 1985) o, c) la hifa formada *de novo* sale al exterior aprovechando el lumen de la hifa de sostén.

En cuanto al pH el intervalo ideal en el suelo para el desarrollo de los HMA está entre seis y siete (Bagyaraj, 1991), pero en general, incrementos en el pH y en la salinidad del suelo se relacionan con una disminución en la colonización de raíces y en la densidad de

esporas (Abbot y Robson, 1991). Por ejemplo, se ha reportado la preferencia de especies de los géneros *Gigaspora*, *Acaulospora* y *Glomus sensu lato* en suelos ácidos que comúnmente presentan alta toxicidad por elementos como el aluminio (Clark, 1997; Sano *et al.*, 2002).

En general, la identificación morfológica de las esporas aún continua siendo una excelente forma para el conocimiento de la comunidad de HMA (Landis *et al.*, 2004), aunque en ocasiones sería complementario incluir estudios moleculares para tener una mayor y mejor aproximación acerca de la identidad de las esporas de HMA, pero es difícil debido a la complejidad y difícil obtención de los *primers* necesarios para su estudio (Heinemeyer *et al.*, 2003; Renker *et al.*, 2003).

La cuantificación de esporas ha sido muy utilizada para evaluar la diversidad de la comunidad de HMA (Abbot y Robson, 1991), sin embargo esta información no proporciona una medida confiable de la diversidad de HMA, debido a que no todas las especies producen esporas (Clapp *et al.*, 1995). Tampoco existe ninguna relación entre la abundancia de esporas y su biomasa total en las raíces y en el suelo, ya que mientras algunas especies de HMA producen abundantes esporas, otras producen pocas por unidad de biomasa. Por consiguiente la comparación de la abundancia de esporas entre especies no es muy informativa, en comparación con la de la abundancia de esporas de una misma especie en diferentes tratamientos o ambientes (e. g. Johnson *et al.*, 1991, 1992).

1.3. Importancia de los HMA en los ecosistemas

Los HMA absorben nutrientes del suelo (principalmente P y N) y los proporcionan a sus plantas hospederas a cambio de carbohidratos producto de la fotosíntesis y de un hábitat donde puedan desarrollarse y sobrevivir (Allen, 1991; Schüßler *et al.*, 2001; Smith y Read,

2008; Redecker, 2008). Al darse esta asociación, ocurren cambios físicos y químicos en la rizósfera disparados por los cambios en la fisiología del hospedero y del hongo (Varma, 1999; Azcón, 2000).

Las raíces de las plantas que se asocian con los HMA tienen una mayor tolerancia a patógenos (Borowics, 2001), a la sequía (Davies *et al.*, 1993) a la salinidad (St. John, 1990) y a la toxicidad hacia ciertos metales (Meharg y Cairney, 1999). Entre otras ventajas se encuentra un incremento en la superficie de absorción por el crecimiento de micelio en el suelo, lo que trae como consecuencia una mayor posibilidad de encontrar y absorber nutrientes y agua, además de proporcionar protección contra depredadores (patógenos y herbívoros) y promover la producción de hormonas (Smith y Read, 2008). Los HMA pueden ofrecer ventajas a las plántulas en términos de crecimiento y competencia (Abbot y Gazey, 1994; Guadarrama *et al.*, 2004) y juegan también un papel clave en la estructura de las comunidades vegetales, en la diversidad y productividad de los ecosistemas (van der Heijden *et al.*, 1998; Klironomos *et al.*, 2000), así como en la regeneración y sucesión vegetal (Kardol *et al.*, 2006).

Por sus beneficios en el crecimiento y supervivencia de las plantas (Siqueira *et al.*, 1998, Álvarez-Sánchez *et al.*, 2007, Álvarez-Sánchez *et al.*, 2009), también desempeñan un papel crucial en la adaptación de las plantas en los ecosistemas terrestres, esencial para su rehabilitación y restauración, así como para la sustentabilidad de agroecosistemas tropicales (Alarcón *et al.*, 2012).

1.4. Factores que influyen en la abundancia y distribución de HMA

La formación de esporas es altamente variable y depende de la planta hospedera, la estacionalidad y de las condiciones ambientales, entre otros. Por otro lado, la precipitación, las condiciones edáficas como el tipo de suelo y contenido de nutrientes (Ramírez *et al.*, 1997), la estructura de la comunidad vegetal, la historia de disturbio en donde se desarrollan (Fitzsimons *et al.*, 2008) y la heterogeneidad ambiental (van der Voorde *et al.*, 2010) pueden influir en la composición de la comunidad de HMA.

Chaudhary *et al.* (2008) proponen un modelo en el que muestran los factores que intervienen en la distribución de las especies de HMA. Mencionan que las fuerzas abióticas como el clima y la precipitación y las propiedades del suelo, combinadas con las fuerzas bióticas como la composición de las comunidades vegetales y las interacciones intra e inter específicas, son probablemente factores importantes que participan en la distribución de estos organismos (Pringle *et al.*, 2009).

En cuanto a las propiedades físico-químicas del suelo que influyen en la distribución de los HMA se encuentran la textura y estructura del suelo, contenido de materia orgánica, pH y dinámica de nutrientes (principalmente N y P) (Chaudhary *et al.*, 2008) (Figura 2). Por ejemplo, se ha observado que el nitrógeno utilizado como fertilizante puede reducir o incrementar la riqueza y diversidad de especies dependiendo de la cantidad de nitrógeno disponible y el tipo de planta hospedera (Egerton-Warburton *et al.*, 2007). Al aumentar la acumulación de nitrógeno se promueven variaciones en la comunidad de especies de HMA, por ejemplo, algunas especies del género *Glomus sensu lato* se ven favorecidas (Egerton-Warburton y Allen, 2000), mientras que la abundancia de especies de otros géneros disminuye (Treseder, 2004).

Las comunidades vegetales influyen en la distribución geográfica de los HMA y cuando existe un cambio a monocultivo debido a la introducción de especies invasoras la comunidad de HMA se ve alterada, por lo que es importante tener control sobre estas especies ya que de lo contrario la distribución de HMA se verá afectada (Chaudhary *et al.*, 2008).

Entre las interacciones inter e intraespecíficas están la dispersión, la micofagia, la competencia y la facilitación, las cuales influyen en la distribución de HMA (Figura 2). En cuanto a la micofagia, ciertos organismos del suelo se alimentan de HMA por lo que pueden reducir su distribución por consumo o incrementarla debido a la dispersión de las esporas (Allen, 1991; Gange y Brown, 2002). Algunos organismos prefieren consumir ciertas especies de hongos y éstos al pasar por el tracto digestivo de los organismos pueden ser favorecidos o afectados considerando su viabilidad (Chaudhary *et al.*, 2008). Con respecto a la competencia, algunos organismos pueden dispersar los propágulos de HMA pero a la vez compiten con ellos ya que ambos comparten la misma fuente de carbono. Por otro lado, la competencia entre especies de HMA puede ser uno de los factores biológicos que explique la ausencia de ciertas especies, ya que algunas son capaces de germinar y colonizar una planta a mayor velocidad (Ocampo, 1986), o tienen una mayor capacidad de intercambio de fósforo y fotosintatos (Pearson *et al.*, 1993; Abbot y Gazey, 1994) que otras y, finalmente, la facilitación por parte de las plantas hospederas ya que amplían la extensión de los HMA en el suelo y por lo tanto influyen en su distribución.

En cuanto a los mecanismos de dispersión, diversas investigaciones han demostrado que los HMA tienen la capacidad de dispersarse, por agua, viento o animales como aves, pequeños mamíferos o nematodos que pueden dispersar las esporas o pequeños fragmentos de hifas a través de la ingestión o por adhesión de los HMA en sus cuerpos, y su influencia

depende de las características ambientales así como de las historias de vida de las especies de HMA (Chaudhary *et al.*, 2008) (Figura 2).

Dentro de los factores abióticos tanto el clima como la precipitación influyen directamente en la distribución espacial de los HMA (Figura 2), ya que la precipitación altera el contenido de humedad en el suelo, las tasas de evapotranspiración y la productividad vegetal y todos estos pueden tener efecto sobre la comunidad de HMA (Chaudhary *et al.*, 2008).

También los cambios de temperatura son muy importantes debido a que ciertas especies de HMA pueden ser tolerantes o crecer a temperaturas extremas tanto del aire como del ambiente (Chaudhary *et al.*, 2008), sin embargo otras son susceptibles a estos cambios.

1.5. Distribución espacio-temporal de HMA.

Algunos taxónomos han notado que la diversidad de HMA parece ser mayor en las regiones tropicales en comparación con las regiones templadas (Chaudhary *et al.*, en preparación), en particular con una gran diversidad de especies del género *Gigaspora* cerca del Ecuador (Herrera-Peraza *et al.*, 2001).

Los HMA son sensibles al estrés hídrico (Lovelock *et al.*, 2003; Querejeta *et al.*, 2003) y a los disturbios ya sea naturales o antropogénicos que alteran las características del suelo, tales como las prácticas de labranza aplicadas en la agricultura, las cuales pueden alterar la composición de la comunidad de HMA y reducir la esporulación de algunas especies (Jansa *et al.*, 2002; Alguacil *et al.*, 2008). Las prácticas de manejo del suelo pueden reducir la abundancia de propágulos (Korb *et al.*, 2004), la riqueza de especies y

además alterar la composición de la comunidad (Owen *et al.*, 2009). Aunadas a los disturbios, las invasiones de plantas exóticas pueden inhibir o estimular el crecimiento de HMA (Pringle *et al.*, 2009).

Los HMA responden de diferente manera a los disturbios en el suelo, por ejemplo Hart y Reader (2004) encontraron que especies del género *Glomus sensu lato* son más resistentes a los disturbios en comparación con especies del género *Gigaspora*, esto probablemente debido a las características de las raíces de las plantas colonizadoras. En cuanto a la presencia de los géneros de *Gigaspora* y *Scutellospora* se reporta que existen en zonas poco perturbadas ya que éstos géneros son indicadores de esta situación y de las últimas etapas sucesionales (Allen *et al.*, 2003).

Los disturbios determinan los cambios en la diversidad de HMA a nivel regional, mientras que los cambios de uso de suelo determinan los cambios en abundancia de esporas a nivel local (Varela *et al.*, 2009) (Figura 2). Abbot y Gazey (1994) sugieren que la diversidad de HMA debería ser mínima para un disturbio máximo o mínimo y alta para niveles intermedios de disturbio, por lo que la gran diversidad de HMA puede estar basada en una gran variedad de especies vegetales.

Álvarez-Sánchez *et al.* (2012) estudiaron los patrones a gran escala en comunidades de HMA en México y Estados Unidos de América con el objetivo de examinar las relaciones entre la diversidad de HMA, la diversidad vegetal y la altitud en distintos tipos de vegetación y regímenes de disturbio. Los resultados demostraron que la riqueza de especies y la equitatividad de esporas de las comunidades de HMA no están correlacionadas con la riqueza vegetal o con la latitud.

Por otra parte los cambios en la comunidad de HMA a lo largo de secuencias sucesionales o derivadas de su manejo para restauración han sido poco documentadas (Guadarrama *et al.*, 2008).

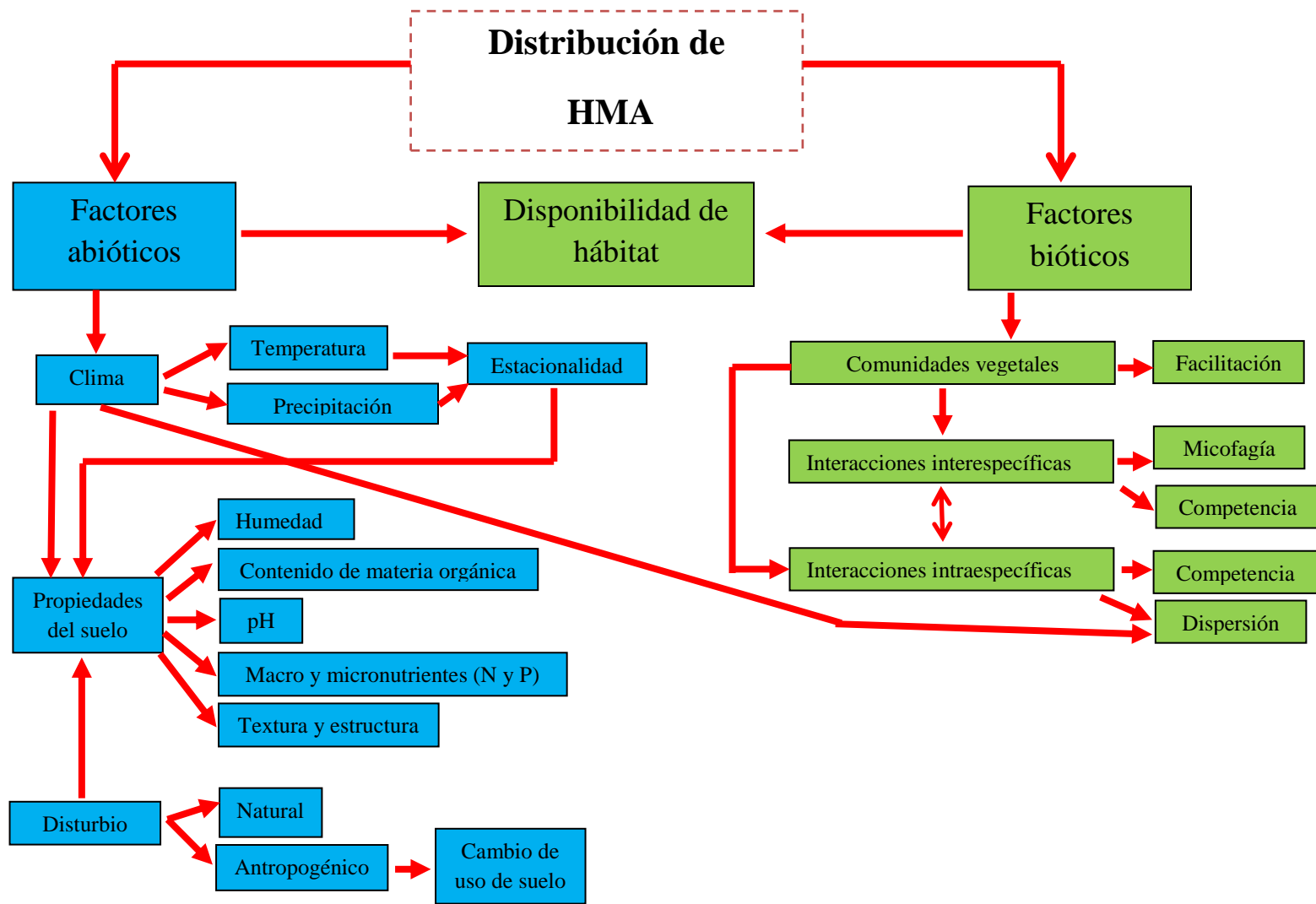


Figura 2. Factores que influyen en la distribución y abundancia de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA).

1.6. HMA en ecosistemas tropicales

El estudio de la ecología de los HMA hasta hace poco se llevó a cabo en cultivos y sistemas manejados. Sin embargo, actualmente se ha empezado a desarrollar su estudio en sistemas naturales, en particular, en ecosistemas tropicales ya que la micorriza arbuscular es la más común en estos lugares (Smith y Read, 2008) como es el caso de estudios realizados por Stürmer y Siqueira (2010) en la región occidental de la Amazonia, Mangan *et al.* (2004) en Panamá, Lovelock *et al.* (2005) en Costa Rica, Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999) en México, entre otros. Su importancia radica en que incrementa el abastecimiento de fósforo en las plantas hospederas porque generalmente, los suelos de estos sistemas son de naturaleza ácida y con abundancia de halófanos y arcillas, lo que mantienen al fósforo disponible en bajas concentraciones para las plantas (Perry y Amaranthus, 1990). También tienen un papel fundamental en el mantenimiento de la productividad de los sistemas tropicales (Klironomos y Hart, 2002).

1.7. Importancia de HMA en sitios con cambios de uso de suelo

Los disturbios y los cambios de uso de suelo afectan la abundancia y riqueza de HMA. En un estudio realizado por Varela *et al.* (2009) en sitios con distinto grado de disturbio y sitios con cambios de uso de suelo donde se encontraron diferencias significativas entre los sitios, las cuales fueron importantes no sólo por la abundancia de esporas sino también por la distribución de especies. Los resultados sugieren una alta diversidad de HMA en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, e indican que los cambios de uso de suelo afectan tanto la abundancia y riqueza de estos hongos; la selva alta perennifolia y el sistema agroforestal tuvieron la menor abundancia de esporas. El pastizal tuvo la mayor abundancia de esporas mientras que la menor la tuvo el cultivo de maíz, esto se atribuye a que en estos sitios las

condiciones ambientales son más estresantes, la alta intensidad de luz y las elevadas temperaturas propician una mayor esporulación. En los sitios con mayor cobertura vegetal como en la selva alta perennifolia y el sistema agroforestal, las condiciones ambientales son más estables y por lo tanto los HMA tienden a esporular menos (Sánchez-Gallén, com. pers.).

La recuperación de sitios de selva húmeda degradados utilizando HMA es una vía poco explorada que resulta muy atractiva por todas las ventajas que tienen estos organismos. La inoculación con HMA provenientes de la vegetación original previa al trasplante en campo puede subsanar la falta de éstos en los ambientes deteriorados, ya que algunos estudios sobre el efecto de la deforestación y la fragmentación sobre la comunidad de los HMA han reportado que en algunas zonas de pastizal tropical su diversidad disminuye, mientras que la abundancia de esporas aumenta en comparación con las selva colindante (Cuenca *et al.*, 1998a, 1998b).

En los sistemas tropicales húmedos, la mayoría de las especies vegetales estudiadas están asociadas con HMA (Varela y Guadarrama, 2003), los cuales mejoran el desempeño de las especies vegetales (Janos, 1996; Allen *et al.*, 2003). Por ello, la restauración de estos ecosistemas utilizando HMA tendrá como resultado un exitoso establecimiento y un mejor crecimiento vegetal (Siqueira *et al.*, 1998; Álvarez-Sánchez *et al.*, 2007) y facilitará la determinación de la dirección del proceso sucesional (Aziz *et al.*, 1995).

Las estrategias de restauración de suelos degradados, o recuperación de algún ambiente degradado como los potreros está determinada por varios factores; uno de los más importantes es el uso de la microbiota del suelo (Haselwandter, 1997; Requena *et al.*, 2001) en especial de los HMA ya que contribuyen a prevenir la erosión del suelo con la formación

de agregados, así como la retención de materia orgánica, por lo que contribuyen a dar estructura al suelo y reducen o evitan la erosión hídrica o eólica con su respectiva pérdida de nutrientes (Jasper, 1994; Haselwandter, 1997). Las funciones llevadas a cabo por los HMA se consideran importantes para mejorar las condiciones del suelo y el crecimiento vegetal, por lo que se consideran un componente importante para la restauración de áreas perturbadas de selva (Violi *et al.*, 2008); en contraste otros estudios no muestran cambios en la diversidad y riqueza entre pastizales y selva (Picone, 2000) o entre fragmentos grandes y pequeños (Mangan *et al.*, 2004) pero sí en su composición de especies.

Existen otros estudios que demuestran la necesidad de usar los HMA como una herramienta de restauración de sitios perturbados. Pouyú-Rojas y Siqueira (2000) encontraron que las plántulas inoculadas con HMA tuvieron valores mayores en altura y biomasa en comparación con las plantas no inoculadas. Allen *et al.* (2003) realizaron un estudio en una selva seca estacional de la península de Yucatán, encontraron que plantas nativas inoculadas con HMA y trasplantadas a un sitio perturbado tuvieron valores mayores en altura, cobertura, biomasa, diámetro del tallo y en su tasa de crecimiento, con respecto a los obtenidos con plantas sin inóculo.

En un estudio realizado por Álvarez-Sánchez *et al.* (2007) analizaron el efecto de los HMA sobre el crecimiento y la supervivencia de las plántulas de *Piper auritum*, una especie dependiente de luz, y *Rollinia jimenezii* una especie tolerante a la sombra, las cuales fueron trasplantadas a áreas deterioradas derivadas de una selva húmeda en los Tuxtlas, Veracruz. El uso de HMA antes del trasplante aseguró un mayor crecimiento de *P. auritum* pero no de *R. jimenezii*, la supervivencia en campo fue mayor para ambas especies, las plántulas de *R. jimenezii*, sobrevivieron más sin importar el origen del suelo pero hubo

una mayor respuesta en la selva, mientras que las de *P. auritum* tuvieron mayor supervivencia en el pastizal. La inoculación previa de las plántulas de especies pioneras (demandantes de luz) y sucesionalmente tardías (tolerantes a la sombra) con HMA es recomendable en la restauración ecológica, ya que las plántulas tendrán una ventaja con respecto a las no micorrizadas; los resultados para la Tasa de Asimilación Neta y la Tasa Relativa de Crecimiento para *P. auritum* en el campo y la mayor supervivencia de *R. jimenezii* también en el campo apoyan esta conclusión (Álvarez-Sánchez *et al.*, 2007).

2. ANTECEDENTES

Los análisis de las comunidades de HMA en los sistemas tropicales se han centrado en cambios en la abundancia y la riqueza de las especies basándose en los patrones de esporulación (Johnson y Wedin 1997; Cuenca *et al.*, 1998; Picone 2000; Zhang *et al.*, 2004; Mangan *et al.*, 2004; Guadarrama-Chávez *et al.*, 2007; Violi *et al.*, 2008).

2.1. Estudios sobre riqueza y abundancia de HMA en los trópicos

Picone (2000) realizó un estudio para conocer el impacto sobre la comunidad de HMA ante el cambio de uso de suelo de selva húmeda a potrero; para esto comparó la diversidad y abundancia de HMA entre estos sitios en Nicaragua y Costa Rica (Tabla 1). Encontró un total de 28 especies pertenecientes a los géneros *Acaulospora*, *Glomus* y *Gigaspora*, once de las especies de HMA produjeron más esporas en el potrero, mientras que sólo una de ellas produjo más en la selva. Según las curvas de acumulación de especies la diversidad

local no disminuyó después de la conversión de selva a potrero, ya que el potrero contó con una gran abundancia de esporas y diversidad de especies; por otro lado las curvas de acumulación de especies a nivel regional mostraron que la diversidad de HMA es más alta en la selva, lo que indica que si hay cambios en la composición de especies entre selva y potrero.

En la región occidental de la Amazonia, Stürmer y Siqueira (2010) evaluaron la riqueza y abundancia de HMA basándose en los patrones de esporulación en seis terrenos con diferentes usos de suelo (Tabla 1), con el objetivo de evaluar si la comunidad de HMA se veía afectada por el cambio de uso de suelo. *Glomus sensu lato* y *Acaulospora* comprenden el 84% de todas las especies. En todos los sitios fueron encontradas *Acaulospora gedanensis*, *Acaulospora foveata*, *Acaulospora spinosa*, *Acaulospora tuberculata*, *Glomus corymbiforme*, *Glomus* sp, *Scutellospora pellucida*, y *Archaeospora trappei*. Se observó la mayor abundancia de esporas en el bosque secundario joven y la menor abundancia de esporas en el bosque secundario viejo. El bosque secundario joven presentó la mayor riqueza de especies y la menor en pastizal. Se observó que el uso de suelo influye en la riqueza de especies y en la abundancia de esporas.

La riqueza total de especies de HMA registradas en este estudio, como se puntualizará más adelante, es más grande que la reportada en estudios previos en ecosistemas tropicales. En las selvas húmedas de China, se encontraron un total de 27 especies (Zhao *et al.*, 2003), 16 en Costa Rica (Lovelock *et al.*, 2005), 27 en Panamá (Mangan *et al.*, 2004), y de 16 a 44 especies en México (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Guadarrama *et al.*, 2007; Varela *et al.*, 2009) (Tabla 1).

La riqueza de especies de HMA similares a los encontrados en este estudio se presentaron por Zhang *et al.* (2004) para los bosques subtropicales perennes en China, donde fueron reconocidas 44 especies (Tabla 1). En la selva de la Amazonia Colombiana Peña-Venegas *et al.* (2007) registraron 18 especies de HMA (Tabla 1).

En Panamá Mangan *et al.* (2004) compararon la riqueza de especies y abundancia de esporas entre fragmentos grandes (continente) e islas (fragmentos pequeños) y no observaron diferencias significativas, aunque la composición entre islas más lejanas es más semejante a comparación de los fragmentos de continente. Encontraron un total de 27 especies.

Lovelock y Ewel (2005) analizaron la relación entre la diversidad fúngica y vegetal en ambientes perturbados de una selva tropical en Costa Rica. El objetivo fue evaluar si la diversidad de especies vegetales hospederas afecta a la comunidad de HMA, para ello se establecieron parcelas en una plantación de cacao con monocultivos y policultivos con diferentes especies de árboles y se obtuvo la riqueza y abundancia de HMA. Se encontraron 16 especies de los géneros *Funneliformis*, *Acaulospora* y *Scutellospora*. Se encontró una abundancia promedio de esporas similar entre monocultivo y policultivo. En el policultivo las especies más y menos dominantes fueron *A. spinosa* y *A. morrowiae* con 47 y 23%, a diferencia del monocultivo la abundancia fue de 12 y 57%, respectivamente, lo que indica que la abundancia de esporas depende de la especie vegetal hospedera.

Tabla 1. Riqueza y abundancia de HMA en algunos ecosistemas tropicales.

Autor	Picone, 2000	Zhao <i>et al.</i> , 2003	Mangan <i>et al.</i> , 2004	Zhang <i>et al.</i> , 2004	Lovelock <i>et al.</i> , 2005	Peña-Venegas <i>et al.</i> , 2007	Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Guadarrama <i>et al.</i> , 2007	Stürmer y Siqueira, 2010
País	Nicaragua y Costa Rica	China	Panamá	China	Costa Rica	Amazonia, Colombia	México	Amazonia, Brasil
Géneros reportados	<i>Acaulospora</i> , <i>Glomus</i> y <i>Gigaspora</i>	<i>Acaulospora</i> , <i>Gigaspora</i> , <i>Glomus</i> , <i>Sclerocystis</i> y <i>Scutellospora</i>	<i>Glomus</i> , <i>Acaulospora</i> , <i>Sclerocystis</i> y <i>Scutellospora</i>	<i>Glomus</i> , <i>Acaulospora</i> , <i>Entrophospora</i> y <i>Archaeospora</i>	<i>Funneliformis</i> , <i>Acaulospora</i> y <i>Scutellospora</i>	<i>Glomus</i> , <i>Acaulospora</i> , <i>Archaeospora</i> , <i>Scutellospora</i> y <i>Gigaspora</i>	<i>Glomus</i> , <i>Sclerocystis</i> , <i>Acaulospora</i> y <i>Gigaspora</i>	<i>Acaulospora</i> , <i>Glomus</i> , <i>Scutellospora</i> y <i>Archaeospora</i>
Riqueza de especies	28	27	27	44	16	18	16-44	61
Tipo de vegetación	Selva y potrero	Selva húmeda	Bosque	Selva y áreas deforestadas	Monocultivos y policultivos	Bosque, rastrojo joven y pradera	Selva húmeda	Bosque, bosque secundario joven, bosque secundario viejo, sistema agroforestal, cultivo y pastizal

2.2. Estudios de riqueza y abundancia de HMA en México

En México tanto el conocimiento botánico como ecológico están bien desarrollados, sin embargo los estudios centrados en la diversidad de HMA aún son muy pocos (Alarcón *et al.*, 2012), pero los datos con los que se cuentan sugieren que en México existe una gran riqueza de especies de HMA vinculado con la diversidad vegetal y de ecosistemas.

En México se han registrado 44 de las cerca de 233 especies de HMA conocidas a nivel mundial. Los registros proceden de 11 entidades federativas y la mayoría de zonas agrícolas (Guadarrama *et al.*, 2007; Varela *et al.*, 2009). En contraste, sólo siete de ellas se reportan en ambientes naturales y únicamente dos *Acaulospora foveata* y *Glomus flavisporum* para el estado de Oaxaca. Esta información es un fuerte indicativo del gran desconocimiento que existe acerca de la riqueza de especies de HMA en el país y del papel que pueden estar jugando en la dinámica del suelo y en el desarrollo de las plantas con las que se asocian.

Los estudios taxonómicos se basan en descripciones morfológicas de las esporas y es necesario complementar estos datos con herramientas moleculares. La información sobre la diversidad de HMA que se tiene es de vital importancia porque seis de las 233 especies actualmente reconocidas en *Glomeromycota*, fueron descritas por primera vez a partir de especímenes mexicanos (*Acaulospora foveata*, *A. scrobiculata*, *A. spinosa*, *Septoglomus constrictum*, *Glomus flavisporum*, y *G. halonatum*); los datos de distribución indican que *Acaulospora foveata* y *A. spinosa* se presentan exclusivamente en el continente americano y quince especies del género *Acaulospora* se presentan en México, lo que representa el 39% de las especies registradas a nivel mundial (Alarcón *et al.*, 2012). En la mayoría de los

estudios de diversidad de HMA en México, cerca del 50% o más de las especies identificadas no coinciden con las descripciones de las especies conocidas en el mundo.

En la región de Los Tuxtlas, Veracruz, Ramírez *et al.* (1997) observaron una menor riqueza de especies en julio (lluvias) en comparación con febrero (nortes) y mayo (secas). En cuanto a la abundancia de esporas se observaron diferencias entre temporadas, en febrero hubo una mayor abundancia de esporas y en mayo la menor, esto se atribuye a la menor disponibilidad de recursos en el suelo durante la temporada de secas, ya que la colonización se ve favorecida. *Funneliformis geosporus* resultó ser un nuevo registro para México y pastizales y *Septoglomus constrictum* nuevo registro para pastizales (Tabla 2).

Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999) realizaron un estudio para comparar la abundancia y diversidad de HMA en sitios con diferente grado de disturbio en la selva húmeda de Los Tuxtlas. La mayor riqueza de especies y abundancia de esporas de HMA se encontró en la temporada seca y disminuyó significativamente en la temporada húmeda, lo que significa que la estacionalidad en estos ambientes influye en la abundancia de esporas y riqueza de especies. Se encontraron 16 especies de HMA, *Funneliformis constrictum*, *Glomus flavispoum*, *Acaulospora scrobiculata* y *A. spinosa* habían sido reportadas anteriormente en bosques tropicales lluviosos en México (Schenck y Pérez, 1990), *Sclerocystis sinuosum* fue previamente reportada para el estado de Morelos (Varela y Vásquez, 1989), mientras que *Gigaspora rosea* fue reportada por primera vez para México (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999).

Núñez (2006) estudió el efecto de borde sobre la diversidad y abundancia de HMA en la selva húmeda de Los Tuxtlas, para lo cual se seleccionaron dos parcelas desde el

interior de la selva hasta una zona de potrero. La zona de transición entre la selva y el potrero presentó los valores mayores de riqueza y abundancia de esporas, ya que *Acaulospora scrobiculata*, *Ambispora leptoticha*, *Septogloium constrictum* y *Claroideogloium claroideum* se encontraron tanto en selva como en potrero, *Glomus magnicaule*, *Claroideogloium etunicatum* y *Acaulospora mellea* solo se encontraron en selva, y *A. foveata* y *Rhizophagus fasciculatum* sólo en potrero. El efecto de borde parece no tener impacto en la diversidad y riqueza pero si en la composición de la comunidad de HMA (Tabla 2).

Luna (2009) describió la diversidad, riqueza y composición de HMA en fragmentos chicos (<10ha) y grandes (>100ha) en la selva húmeda de Los Tuxtlas. Sólo siete especies estuvieron presentes en ambos fragmentos, *Glomus tenebrosum*, *G. microaggregatum*, *Redeckera fulvum*, *F. geosporus*, *F. verruculosus*, *Acaulospora scrobiculata* y *A. spinosa*, mientras que *Acaulospora scrobiculata*, *A. spinosa* y *F. geosporus* se encontraron por primera vez en los fragmentos de la selva húmeda, ya que aunque anteriormente fueron reportadas por Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999) para la región, fue de sitios con cierto grado de disturbio como los claros de selva y pastizales (Tabla 2). De acuerdo con Schenck y Pérez (1990) las dos primeras especies habían sido reportadas para la selva alta perennifolia en México, pero no para Los Tuxtlas. Lo mismo sucede con *F. geosporus* anteriormente encontrada por Allen *et al.* (1998) en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco.

Varela *et al.* (2009) realizaron un estudio con el propósito de determinar cómo se veía afectada la diversidad de especies de HMA debido a diferentes cambios en el uso de suelo en la selva húmeda de Los Tuxtlas. Para ello seleccionaron tres sitios de acuerdo con

el grado de disturbio: selva alta perennifolia (75%), bosque mesófilo de montaña (50%) y selva alta (25%) y las muestras se tomaron de acuerdo a los cuatro usos de suelo, selva, agroforestal, pastizal y cultivo de maíz. Se encontraron 24 especies en el primer sitio, 41 en el segundo sitio y 28 en el tercer sitio. En cuanto a los usos de suelo, en la selva se encontraron 31 especies, 28 especies en el agroforestal, 26 especies en el cultivo de maíz y 25 especies en el pastizal (Tabla 2). Los resultados sugieren una alta diversidad de HMA en la región de Los Tuxtlas e indican que los cambios de uso de suelo afectan la abundancia y riqueza de estos hongos. En los sitios con mayor cobertura vegetal como en la selva alta perennifolia y el agroforestal, las condiciones ambientales son más estables y por lo tanto los HMA tienden a esporular menos.

Violi *et al.* (2008) realizaron un estudio en selvas tropicales y zonas adyacentes perturbadas en tres localidades de Chiapas y una de Veracruz, donde se evaluaron los cambios espacio-temporales en las comunidades de HMA relacionados con perturbaciones. Los sitios de estudio incluyen selvas maduras que fueron convertidas en bosques de pino, milpas, pastizales y comunidades vegetales de pastos y arbustos. *Acaulospora delicata*, *A. mellea*, *A. scrobiculata* y *Rhizopagus clarus* fueron encontradas en todos los sitios de selva madura. En Chiapas, en la localidad de La Cascada fueron encontradas 35 especies, 13 en áreas quemadas y 29 en selva madura. En la localidad de Bazoom y en los alrededores de bosque de pino se encontraron 26 especies, 22 en milpas, 19 en selva madura y 2 en bosque de pino y no se encontraron especies del genero *Gigaspora* en la selva madura. En la localidad Tzontehuitz se encontraron 34 especies, 22 en áreas quemadas, 14 en áreas taladas y 28 en selva madura. Los sitios con el mismo tipo de disturbio mostraban similares números de especies de los géneros *Acaulospora* y

Entrophospora, mientras que el género *Glomus* mostró la menor riqueza de especies en áreas taladas. En Huatusco, Veracruz, en selva y pastizal se encontró un total de 29 especies, 21 en pastizal y 25 en selva madura (Tabla 2). Estos resultados sugieren que las comunidades de HMA en estos ambientes son altamente resistentes y por lo tanto estos ecosistemas pueden ser restaurados rápidamente ya que los cambios de uso de suelo no son tan graves.

Sánchez-Gallen (2011) analizó la estructura de la comunidad de HMA en siete fragmentos de vegetación remanente en la selva húmeda de Los Tuxtlas, encontró un total de 43 especies de las cuales los géneros *Glomus*, *Acaulospora*, *Claroideoglomus*, *Funneliformis*, y *Redeckera* estuvieron presentes en todos los fragmentos, mientras que las especies de los géneros *Ambispora*, *Entrophospora* y *Scutellospora* fueron los menos frecuentes. Los fragmentos se clasificaron en tres categorías (pequeños, medianos y grandes), *Gigaspora rosea* y *Glomus viscosum* fueron exclusivas de fragmentos pequeños, mientras que *Gl. globiferum* y *Sc. heterogama* en los medianos; finalmente *Gl. macrocarpum*, *Scutellospora* sp. *Entrophospora infrequens*, *Glomus* sp. y *Sclerocystis rubiformis* estuvieron solo en los grandes.

Se encontró que los fragmentos pequeños presentan una mayor riqueza, diversidad y equitatividad, pero en términos de composición, las especies se agruparon de acuerdo con ciertas variables ambientales entre ellas la textura del suelo, la apertura del dosel, el índice de área foliar y la concentración de N. La riqueza de especies de HMA encontrada es baja en comparación con la riqueza vegetal que se ha reportado anteriormente en otros estudios.

Tabla 2. Riqueza y abundancia de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en regiones tropicales de México.

Autor	Ramírez et al., 1997	Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999	Núñez, 2006	Violi et al., 2008	Luna, 2009	Varela et al., 2009	Sánchez-Gallen, 2011
Estado	Estación “Los Tuxtlas”, Veracruz	Estación “Los Tuxtlas”, Veracruz	Estación “Los Tuxtlas”, Veracruz	Chiapas y Veracruz	Estación “Los Tuxtlas”, Veracruz	Estación “Los Tuxtlas”, Veracruz	Estación “Los Tuxtlas”, Veracruz
Géneros reportados	<i>Funneliformis</i> , <i>Glomus</i> , <i>Acaulospora</i> y <i>Gigaspora</i>	<i>Glomus</i> <i>Funneliformis</i> , <i>Sclerocystis</i> , <i>Acaulospora</i> y <i>Gigaspora</i>	<i>Acaulospora</i> , <i>Ambispora</i> , <i>Funneliformis</i> , <i>Claroideoglomus</i> , <i>Glomus</i> y <i>Rhizophagus</i>	<i>Acaulospora</i> , <i>Pacispora</i> , <i>Gigaspora</i> , <i>Scutellospora</i> , <i>Ambispora</i> , <i>Entrophospora</i> , <i>Claroideoglomus</i> , <i>Rhizophagus</i> , <i>Glomus</i> , <i>Funneliformis</i> y <i>Racocetra</i>	<i>Glomus</i> , <i>Redeckera</i> <i>Funneliformis</i> y <i>Acaulospora</i>	<i>Glomus</i> , <i>Acaulospora</i> , <i>Ambispora</i> , <i>Entrophospora</i> , <i>Gigaspora</i> , <i>Funneliformis</i> , <i>Rhizophagus</i> , <i>Claroideoglomus</i> , <i>Redeckera</i> , <i>Sclerocystis</i> y <i>Scutellospora</i>	<i>Glomus</i> , <i>Funneliformis</i> , <i>Acaulospora</i> , <i>Rhizophagus</i> , <i>Sclerocystis</i> <i>Claroideoglomus</i> , <i>Gigaspora</i> , <i>Scutellospora</i> , <i>Acaulospora</i> , <i>Entrophospora</i> , <i>Redeckera</i> y <i>Ambispora</i>
Riqueza de especies	13	16	25	35	19	44	43
Tipo de vegetación	Selva húmeda	Selva húmeda	Selva húmeda	Selva húmeda	Selva húmeda	Selva húmeda	Selva húmeda

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

Estimar la riqueza de especies y abundancia de esporas de HMA en sitios que presentan cambios de uso de suelo derivadas de una selva húmeda, para caracterizar la estructura de la comunidad de HMA.

3.2. Objetivos particulares

- a) Comparar la riqueza de especies y abundancia de esporas de HMA entre sitios.
- b) Comparar la riqueza de especies y abundancia de esporas de HMA entre temporada de secas y temporada de lluvias.

4. HIPÓTESIS

Debido a que en estos ecosistemas la estacionalidad es un factor que influye en la riqueza de especies y abundancia de esporas, se espera que durante la temporada de secas la riqueza de especies y abundancia de esporas sea mayor debido a que disminuye la disponibilidad de agua y por ser estructuras de resistencia los HMA se encontrarán en latencia, mientras que durante la temporada de lluvias la riqueza de especies y abundancia de esporas será menor debido a que las esporas cuentan con mayor disponibilidad de agua lo que permitirá que los HMA germinen y que la colonización aumente.

Considerando que en diez de los doce sitios ocurrió un cambio de uso de suelo y que fueron modificadas algunas propiedades del suelo, entre ellas la densidad aparente, se espera que en sitios donde la densidad aparente es mayor la riqueza de especies y

abundancia de esporas será menor, debido a que estos suelos generalmente son más compactos lo que no permite que las raíces puedan penetrar con facilidad; por otro lado en los sitios con menor densidad aparente los suelos son más porosos y la infiltración del agua y penetración de las raíces es más rápida por lo que la riqueza de especies y abundancia de esporas será mayor. En los sitios de selva se espera que la riqueza de especies y la abundancia de esporas sean mayores debido a que en estos sitios las propiedades del suelo no han sido modificadas y los patrones de esporulación no han sido alterados.

5. MÉTODOS

5.1. Área de estudio

Marqués de Comillas se ubica en la zona fronteriza entre México y Guatemala, el Este del estado de Chiapas. Se ubica geográficamente en las coordenadas: 16° 04' y 16° 29' latitud Norte y 90° 32' y 90° 58' longitud Oeste, cuenta con una altitud entre 100 y 300 m s.n.m. Tiene una superficie territorial de 94 266 hectáreas, lo que equivale a aproximadamente a una décima parte de la Selva Lacandona y el 1.28 de la superficie estatal (Figura 3).

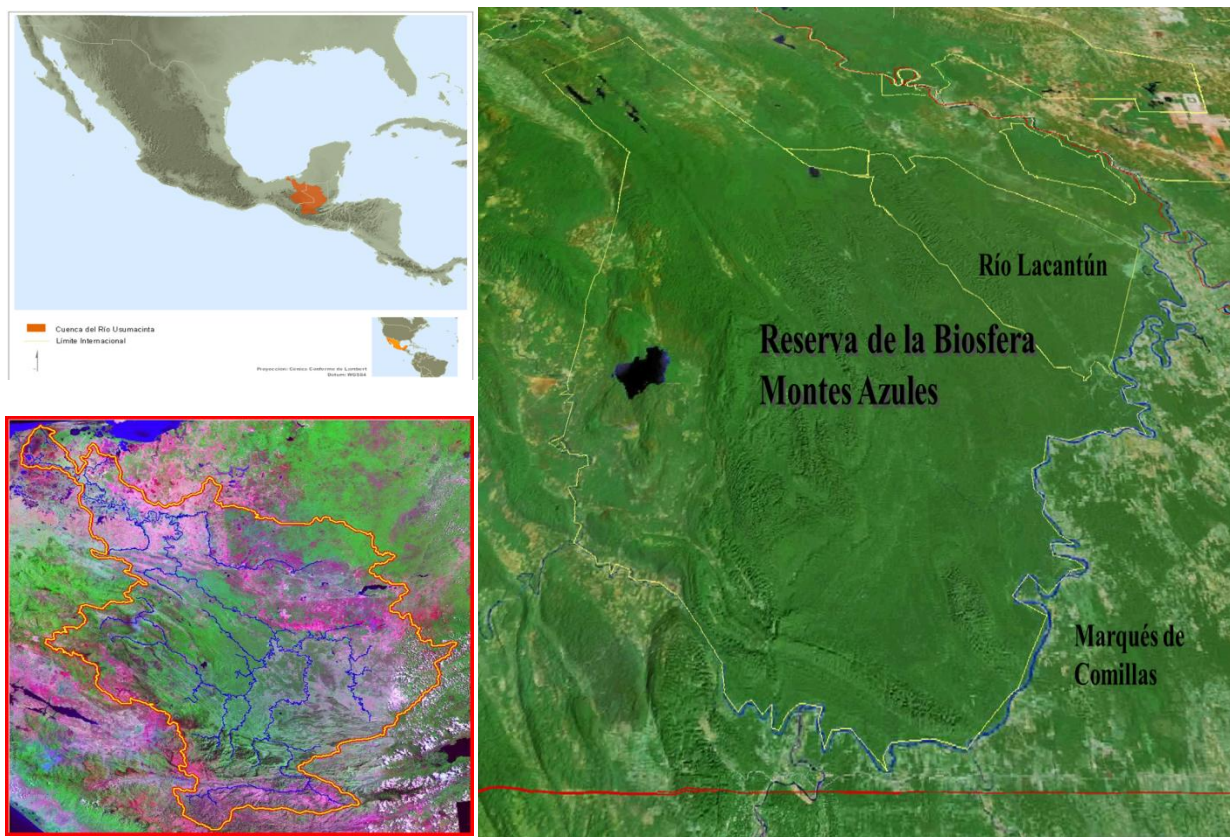


Figura 3. Localización de Marqués de Comillas, en el Estado de Chiapas (Proporcionado por Julia Carabias, datos no publicados).

Limita al oeste con la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA), a través del río Lacantún, al noreste con el municipio Benemérito de las Américas, al sur con Guatemala y al sur-oeste, a través del río Chajul, límite de Loma Bonita del municipio de Ocosingo y parte de la RBMA.

5.1.1. Fisiografía, geomorfología y geología

El municipio de Marqués de Comillas se encuentra en la unidad fisiográfica Llanura Aluvial del Usumacinta Lacantún, que es parte de la toposforma Sierra Alta Plegada y llanura aluvial, dentro de las subprovincia Sierras Plegadas del Norte en el Estado de

Chiapas (INEGI, 1981). Dicha llanura comprende los valles amplios del río Lacantún (INE, 2000).

Al mismo tiempo se encuentra dentro de la cuenca del río Usumacinta, donde prácticamente no aflora la roca madre y su topografía está dominada por colinas de acarreo, formadas por guijarros y arcilla, que provocan una diferenciación de la biota que la habita con respecto al resto de la cuenca. El 98.68% de la superficie son lomeríos con llanuras, con altitudes máximas de 220 m s.n.m. Algunos lomeríos son producto del acarreo de distintos ríos cercanos como el Lacantún, Ixcán, Chajul y el Chixoy-Salinas (de la Maza y Carabias, 2011).

El relieve de origen aluvial en los márgenes de los cursos de agua, principalmente del río Lacantún, genera extensiones superficiales considerables, ya que la altitud es baja y prácticamente no existen elevaciones. También se encuentran planicies y lomeríos someros de lutitas y areniscas con plegamientos recientes y de menor grado de inclinación (INE, 2000).

Durante el Pleistoceno temprano se dio el levantamiento de los volcanes Huitepec y Tzontehuitz, que crearon las cuencas de los ríos Grijalva, Usumacinta y Lacantún. Posteriormente, en el Pleistoceno medio se formaron las planicies que actualmente conforman el municipio de Marqués de Comillas, la Selva Lacandona y la Llanura Costera de Tabasco (INE, 2000).

5.1.2. Clima

El clima en Marqués de Comillas es similar al resto del de la Selva Lacandona: cálido con dos subcategorías de acuerdo con la clasificación de Köppen, Cálido húmedo del tipo Am (f) y cálido subhúmedo.

La región presenta uno de los mayores niveles de precipitación del país, que va de 2000 a 3 000 mm anual (García-Amaro, 2004), con una media de 2 143 mm, 2.6 veces el promedio nacional, aunque las lluvias pueden sobrepasar los 4 000 mm al año (Toledo, 2003) y se concentran entre junio y septiembre, con mínimos entre marzo y abril donde no rebasa los 40 mm mensuales. Entre los meses de mayo y octubre la precipitación media es de 1400 a 2600 mm, mientras que de noviembre a abril la precipitación muestra un mínimo de 350 mm y un máximo de 700 mm (García-Amaro, 2004). La temperatura media anual varía entre 22 y 26°C (Toledo, 2003).

5.1.3. Suelo

Un estudio general de la Selva Lacandona determinó que la mayoría de los suelos son luvisoles (principalmente órticos, crómicos, férricos y gleicos), seguidos de acrisoles (órticos, férricos y gleicos) que en la zona poseen un marcado horizonte de acumulación de arcilla y una baja saturación de bases; la litología superficial está compuesta de areniscas, lutitas y arcillas (García-Gil y Lugo, 1992). Otro estudio más detallado (Siebe *et al.*, 1995) en las inmediaciones del poblado Boca de Chajul describe la existencia de una variedad más amplia de suelos, caracterizada principalmente por luvisoles stágnicos y háplicos, acrisoles húmicos y férricos, cambisoles stágnicos y vérticos, así como leptosoles réndzicos. El material parental de los luvisoles stágnicos y háplicos son los aluviones recientes del río Lacantún, los acrisoles húmicos y férricos se forman a partir de areniscas, los cambisoles stágnicos y vérticos a partir de lutitas y los leptosoles réndzicos a partir de calizas (Siebe *et al.*, 1995). Las principales diferencias de suelos están dadas por su grado de acidez (los valores de pH varían de 3.9 en acrisoles a 7.9 en leptosoles réndzicos), el porcentaje de saturación de bases y aluminio, la capacidad de retención de agua

aprovechable y su capacidad de aireación, misma que se encuentra ligada a las condiciones de drenaje natural y a la permeabilidad de los suelos (Celedón, 2006).

5.1.4. Vegetación

Existen diversos tipos de vegetación característicos de los ecosistemas tropicales, dicha variedad se debe a diferencias en el tipo de suelo, la topografía y la compleja red de escurrimientos superficiales (Siebe *et al.*, 1995). Se destaca la presencia de selva inundable.

El tipo de vegetación más sobresaliente es la selva alta perennifolia, que presenta tres estratos arbóreos: los árboles emergentes, el dosel y árboles de mediana altura. En el dosel los árboles más altos alcanzan los 50-60 m de altura; en el estrato medio abundan los bejucos y las epífitas. Asimismo, en la parte inferior se establecen las especies arbustivas y herbáceas que constituyen el sotobosque que recibe poca luz (Pennington y Sarukhán, 2005). Algunas de las especies más comunes en el estrato superior son *Brosimum alicastrum*, *Vatairea lundelli*, *Albizia leucocalyx*, *Dialium guianense*, *Ceiba pentandra* y *Guatteria anomala*. El estrato medio se caracteriza por la presencia de *Blepharidium mexicanum*, *Bursera simaruba*, *Scheelea liebmanni* y *Swartzia cubensis*; y en el sotobosque o estrato inferior: *Heliconia callinsiana*, *Cryosophila argentea*, *Bactris baculifera*, entre otros (INE, 2000).

También se encuentra la selva mediana subperennifolia, que se ubica en suelos pobres y se caracteriza por presentar un estrato arbóreo dominante que oscila entre los 15-20m de altura. En cuanto a sus características fenológicas, entre el 25 y 50% de la vegetación pierde las hojas durante la época seca y, a diferencia de la selva alta perennifolia, presenta una mayor cantidad de palmas (INE, 2000). Algunas de las especies arbóreas más comunes son *Brosimum alicastrum*, *Vatairea lundelli*, *Psidium sartorianum*,

Cecropia obtusifolia, *Manilkara zapota* y diversas melastomatáceas (INE, 2000). Asimismo, abundan las ciperáceas y *Cephaelis tormentosa* en el estrato inferior; también destaca la presencia de helechos arborescentes. Este tipo de selva es característica de Marqués de Comillas.

Debido a que abundan los suelos muy arcillosos y escasos de nutrientes, se propicia de manera natural la formación de petatilleras, que son el crecimiento masivo del helecho *Pteridium aquilinum* (Suazo, 1998; Velázquez-Montes, 2001). También existen parches de vegetación en regeneración secundaria de más de 15 años de edad con árboles de altura mediana. Estos son llamados acahuales, y se caracterizan por la presencia de algunas especies como *Cecropia obtusifolia* y *Schizolobium parahyba*, aunque también se pueden encontrar plántulas de árboles presentes en selva alta y mediana. La mayoría de los acahuales se formaron tras el abandono de cultivos agrícolas o tierras ganaderas; otros fueron plantaciones de cacao.

Según un estudio desarrollado por Carabias (2007), en los ejidos ribereños de Marqués de Comillas las selvas bien conservadas ocupan menos del 10% del territorio, mientras que la mayoría de los ejidos tiene más del 50% de su superficie con selva con algún nivel de perturbación o en proceso de sucesión secundaria.

5.1.5. Cambio de uso de suelo y fragmentación

Generalmente, la deforestación se realiza a través del sistema roza, tumba y quema. Las plantas tiradas sirven para proteger el suelo de la erosión, pero la quema de éstos hace que se pierda la cubierta protectora, por lo que los parches descubiertos son afectados por erosión directa (Celedón, 2006).

De acuerdo con un estudio del cambio de suelo en Chiapas, la deforestación y perturbación ocurren con mayor fuerza en zonas de poca pendiente y están asociadas a vías de comunicaciones terrestres y acuáticas, así como al establecimiento de nuevos asentamientos humanos (March y Flamenco, 1996). Este hecho es evidente en el municipio de Marqués de Comillas. Diversos estudios han evaluado la superficie perdida por el cambio de uso de suelo y la fragmentación en los últimos 30 años en la región, lo cual permite reconstruir una historia de lo que ha sucedido en ese lapso en la Selva Lacandona y el municipio de Marqués de Comillas.

Este patrón de cambio de uso de suelo se complementa con los datos de pérdida de cobertura vegetal natural. La pérdida total de arbolado entre 1986 y 2007 fue de 26 409 ha, que representan el 30.3% de la selva que había originalmente. De este total 9 928 ha fueron deforestadas en un lapso de 14 años (1986-2000), mientras que las restantes 16 480.5 ha lo fueron en solo 7 años (2000-2007). Entre los años 1986 y 2000 la pérdida anual fue de 709.2 ha, mientras que entre 2000 y 2007 ésta aumentó a 2 060 ha al año, con un máximo de 5 024.6 ha entre 2005 y 2006 (Tabla 3). El aumento total de áreas no arboladas resulto del 361.7% para todo el periodo (Carabias *et al.*, 2009).

La tasa de cambio de uso de suelo no alcanzó el 1% anual entre 1986 y 2000, pero en los siguientes años se mantuvo alrededor del 2%, tan sólo entre 2005 y 2006 la tasa fue de 7.5% mucho mayor en comparación con los años anteriores.

Tabla 3. Superficie de los tipos de uso de suelo entre los años 1986 y 2007 en Marqués de Comillas. Tomado de Hernández *et al.* (en preparación).

Uso de suelo y vegetación	Superficie (ha)					
	1986	2000	2005	2006	2007	
Pastizales, agricultura, zonas urbanas y vías de comunicación (no arbolado)	7 299.60	17 228.40	26 898.50	31 109.00	33 705.50	361.70%
Selvas húmedas y acahuales viejos (arbolados)	87 015.90	77 087.2	67 382.10	62 357.50	60 606.70	
Deforestación	9, 928	16,480.50				
Pérdida anual	709.2		5 024.6	2 060		
Pérdida total de arbolado	26, 409					30.30%
Tasa de cambio de uso de suelo	1%	2%	7.50%	7.50%		
Total	94 315.50	94 315.50	94 280.60	93 466.50	94 312.20	

El cambio de uso de suelo no incluye exclusivamente la conversión de selva a tierras agropecuarias, sino también el abandono de terrenos y su subsecuente conversión en acahuales, esto se entiende como un territorio que alguna vez fue un paisaje de selva relativamente uniforme que se ha transformado en fragmentos donde se distribuyen heterogéneamente parches con una historia ambiental distinta (Carabias, 2007).

5.2. Trabajo de campo

5.2.1. Sitios de recolección

Se seleccionaron doce sitios en el municipio Marqués de Comillas, Chiapas, dentro de los ejidos de Chajul y Playón de la Gloria, diez de ellos corresponden a zonas degradadas (potreros) y dos son áreas conservadas (selva) (Figura 4).

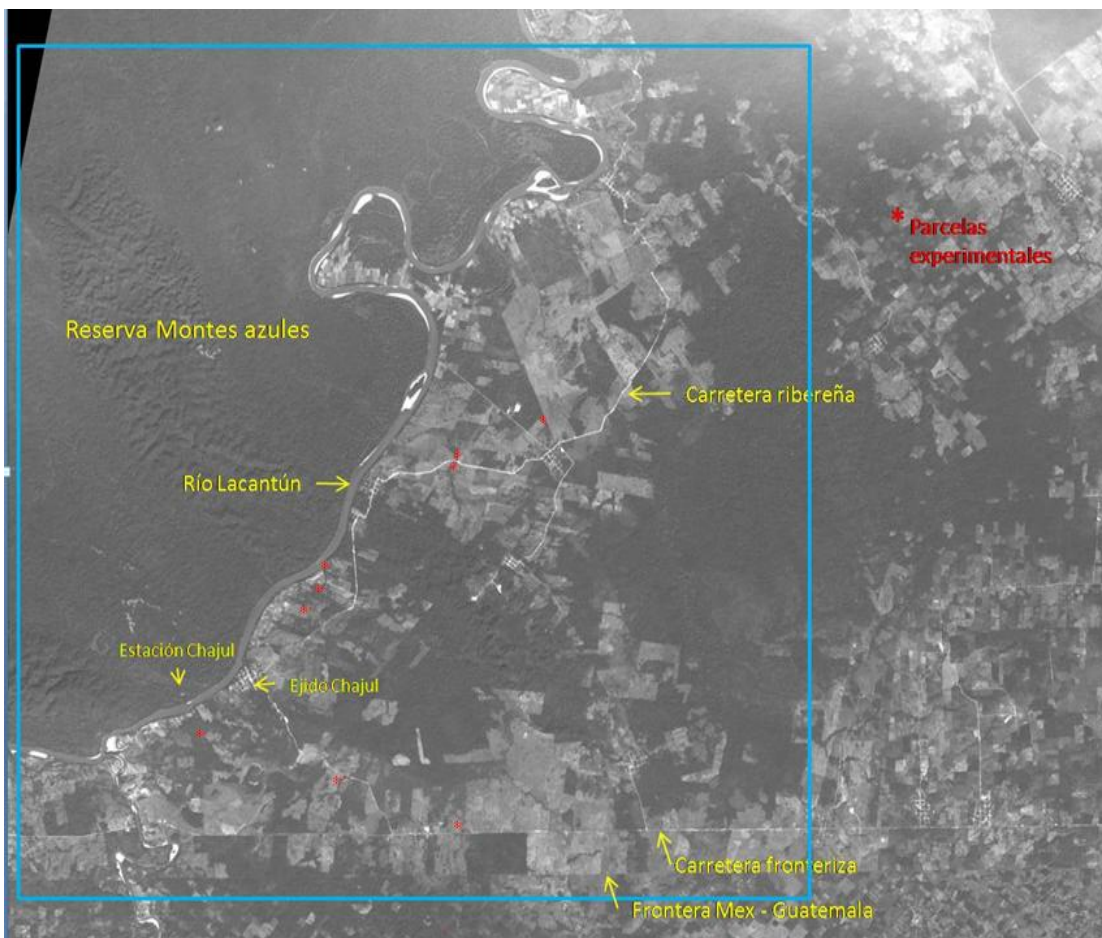


Figura 4. Ubicación de los sitios de recolección dentro del municipio de Marqués de Comillas.

Todos los sitios se encuentran a la orilla de ríos o arroyos. Sus principales características se muestran en la tabla 4.

Tabla 4. Información general de los sitios de muestreo.

SITIOS	EJIDO	NÚMERO DE MUESTRAS	CONDICIÓN DEL SITIO	OBSERVACIONES
Teódulo	Chajul	5	Potrero	Se encuentra entre arroyo "Lagarto" y un riachuelo. Vegetación: Pastizal, presencia de herbáceas y pocos árboles. Suelo muy arenoso.
Gabino	Chajul	5	Potrero	Vegetación: principalmente herbáceas. Presencia de ganado bovino y ovino. Suelo muy compacto con 50% arena.
Laureano	Chajul	5	Potrero	Vegetación: plumillo, leguminosas y ciperáceas.
Francisco	Chajul	5	Potrero	Vegetación: Pasto brizanta.
Ricardo	Chajul	5	Potrero	Vegetación: ribereña.
Heriberto	Playón de la Gloria	5	Potrero	Vegetación: principalmente pastos.
Abel	Playón de la Gloria	5	Potrero	Vegetación: pastos y arbustos.
Ramiro	Playón de la Gloria	5	Potrero	Se ubica en la ribera del Río Lagarto
Rubén	Playón de la Gloria	5	Potrero	Se ubica en una zona inundable, entre los ríos Lacantún y Lagarto. Vegetación: leguminosas, <i>Crisobium</i> sp, <i>Bursera</i> , palma de corozo.
Olivar	Playón Victoria	5	Potrero	Vegetación: pastos y arbustos.
Miranda	Chajul	5	Selva	Zona de selva
José	Chajul	5	Selva	Parte trasera de la Estación de Chajul

5.2.2. Recolección de suelo.

Se realizaron dos muestreos, el primero de ellos durante la temporada de secas, del 16 al 18 de abril de 2010, con el objetivo de encontrar una buena cantidad de esporas de HMA (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999), lo cual permite extraer mayor cantidad de

morfoespecies y por lo tanto caracterizar de manera más precisa la estructura de la comunidad de HMA.

El segundo muestreo se realizó durante la temporada de lluvias, del 2 al 4 de diciembre de 2010; durante esta temporada, dadas las condiciones de alta disponibilidad de agua se puede promover la germinación y desarrollo de las esporas y demás propágulos (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999).

Siguiendo el cauce del río se establecieron dos líneas paralelas (una en la ribera y la otra tierra adentro) a una distancia de veinte metros, una contaba con tres y otra con dos puntos de muestreo a una distancia de quince metros cada uno, aunque esta distancia variaba dependiendo del tamaño de la parcela. Cada punto de muestreo consistió en cuatro submuestras en las esquinas de un cuadro de un metro por un metro, y una submuestra en el centro del cuadro; cada muestra fue de 1.5 kg, aproximadamente. Las muestras fueron tomadas de los primeros 15 cm de profundidad, dando como resultado cinco muestras por sitio.

Las muestras de suelo recolectadas se colocaron en bolsas de plástico, las cuales fueron etiquetadas con el nombre y número del sitio, así como la temporada a la que correspondían (secas o lluvias).

Una vez empacadas, las muestras de suelo fueron llevadas al Laboratorio de Ecología del Suelo en la Facultad de Ciencias, UNAM, para procesarlas.

5.3. Trabajo de laboratorio

5.3.1. Extracción de esporas

Se pesaron 100 g de suelo de cada una de las muestras y se almacenaron en periódico para que no perdieran humedad; posteriormente se realizó la extracción de esporas de HMA. La

separación de esporas se llevó a cabo por el método modificado de tamizado húmedo, decantación y centrifugación en agua y sacarosa de Brundrett *et al.* (1996) (Anexo). Las esporas encontradas fueron montadas en portaobjetos con alcohol polivinílico (PVLG) como medio fijador y Reactivo de Meltzer; después se determinaron a nivel de especie.

La identificación de las esporas fue realizada por la M. en C. Laura Hernández Cuevas, en el Laboratorio de Micorrizas del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala. Las preparaciones se observaron a detalle con un microscopio Zeiss® modelo Axioscop II Plus, equipado con luz polarizada e iluminación Nomarski. Para la determinación se consideraron las características morfológicas de las esporas como color, tamaño, tipo de hifa, escudos de germinación y la consistencia, arreglo, ornamentación y reacción al Meltzer de las capas que componen la pared de las esporas. Para la determinación de las especies fueron consultados el Manual para la identificación de HMA (Schenck y Pérez, 1990), la información del Internacional Culture Collection of Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM), a través de la página web invam.caf.wvu.edu/myc_info/taxonomy así como las descripciones de diferentes especies que pueden obtenerse en la página web <http://www.agro.ar.szczecin.pl/jblaszkowski/index.html> y a través de las ligas en la página web <http://schuessler.userweb.mwn.de/amphylo/>. La clasificación de los HMA se enuncia de acuerdo con la propuesta de ésta última página web.

Para cotejar los ejemplares obtenidos en las muestras de campo, se realizaron macetas de propagación con el suelo recolectado de cada uno de los doce sitios con el fin de obtener una mayor abundancia de esporas y de mejor calidad (Brundrett *et al.*, 1996).

Las preparaciones obtenidas serán depositadas en el Cepario de Hongos Micorrizógenos Arbusculares del Herbario TLXM del Centro de Investigación en Ciencias Biológicas, de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

5.4. Análisis de datos

Los sitios fueron caracterizados en etapas de regeneración, de acuerdo a datos proporcionados de biomasa y de formas de crecimiento; etapa 1a: dos sitios de herbáceas, etapa 1b: un sitio de herbáceas, etapa 2: tres sitios de herbáceas y arbustos, etapa 3a: un sitio de herbáceas y leguminosas, etapa 3b: un sitio de herbáceas y árboles, etapa 4a: dos sitios de arbóreas (vegetación ribereña) y etapa 4b: dos sitios de arbóreas (selva) (Tabla 5). Se definieron intervalos con algunas propiedades del suelo (densidad aparente (g/cm^3), temperatura media ($^{\circ}\text{C}$) y pH), lo que permitió caracterizar los sitios de una mejor forma (Tabla 5).

Tabla 5. Caracterización de los sitios de estudio de acuerdo con sus formas de crecimiento, etapas de regeneración, propiedades del suelo y biomasa (datos no publicados proporcionados por Paula Meli).

Sitios	Crecimiento vegetal	Etapas de regeneración	Densidad aparente suelo (g/cm^3)	Temp media suelo ($^{\circ}\text{C}$)	pH	Gramíneas (g)	Hierbas (g)	Arbustos (g)	Mantillo (g)
Gabino Heriberto	Herbáceas	1a	0.689-0.841	26.3-26.6	5.98-6.46	171.4-894.81	26.9-43.06	0	61.62-68.06
Francisco	Herbáceas	1b	0.584	26.21	6.56	1201.28	171.01	0	545.91
Ricardo Olivar Abel	Herbáceas y arbustos	2	0.560-0.601	24.02-26.28	6.15-6.74	219.36-916.85	51.29-234.14	33.65-934.31	56.11-359.4
Laureano	Herbáceas y leguminosas	3b	0.926	22.6	6.36	2005.39	27.68	214.93	94.94
Teodulo	Herbáceas y árboles	3a	0.904	26.7	6.96	348.54	50.67	0	277.23
Ramiro Ruben	Vegetación ribereña	4a	0.703-0.799	25.6-26.7	6.98-7.82	124.05-236.43	94.65-166.21	0	99.42-654.78
Miranda Jose	Arbóreas	4b			6.93-7.17				

Para estimar la diversidad de especies de HMA en cada uno de los sitios se utilizó el Índice de Shannon-Wiener (H'), que es una medida de la incertidumbre en la predicción de la identidad de un individuo tomado al azar de una muestra; se calculó por medio de la siguiente fórmula (Magurran, 2004):

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

Donde Σ es la sumatoria de p_i y p_i se refiere a la proporción de individuos de la especie i (la n -ésima especie).

A partir del índice de Shannon- Wiener también se calculó la equitatividad para observar la distribución de la abundancia de las especies, calculada de la siguiente forma:

$$E = \frac{H'}{\ln(S)}$$

Donde S es la riqueza o número de especies en la comunidad.

El resultado es un número entre 0 y 1 determinando qué tan cerca está H' del máximo (H'_{\max}), valor que corresponde a una distribución de las especies perfectamente homogénea.

Se utilizó el índice de similitud de Sørensen para comparar los sitios en términos de composición de especies. A partir de este índice se elaboraron dos dendogramas en base al agrupamiento por promedio, uno corresponde a la temporada de secas y otro a la temporada de lluvias. Para la realización de estos se utilizó el programa Primer ver. 5.1 (Clarke y Gorley, 2001).

Tanto para la riqueza de especies como para la abundancia de esporas se realizó un análisis de varianza (ANOVA) para analizar si existían diferencias significativas entre la temporada de secas y de lluvias, así como entre sitios. Los datos cumplen con los supuestos

para aplicar la prueba de ANOVA, ya que tienen una distribución normal y homogeneidad de varianzas. Cuando se detectaron diferencias significativas en la prueba de ANOVA, se aplicó la prueba de Tukey de comparación múltiple de medias utilizando el programa Statistica versión 8.0 (StatSoft, 2007).

Para la elaboración de las curvas de acumulación de especies se utilizó el programa EstimateS vers. 2.9 (Colwell, 2009), y el índice de Jacknife 1, que es el más recomendado para estimar la riqueza en sitios con alta diversidad (Chazdon *et al.*, 1998), ya que considera el número de especies presentes sólo en una muestra y las especies raras que son más útiles para estimar la riqueza (Magurran, 2004).

6. RESULTADOS

6.1. Riqueza de especies

Se identificaron 45 especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) de las cuales *Glomus insculptum* es nuevo registro para México.

Las especies encontradas corresponden a los géneros: *Acaulospora* (14), *Ambispora* (4), *Archaeospora* (1), *Claroideoglossum* (2), *Diversispora* (2), *Entrophospora* (1), *Funneliformis* (2), *Gigaspora* (1), *Glomus* (11), *Racocetra* (1), *Rhizophagus* (2), *Sclerocystis* (2), *Scutellospora* (1) y *Septoglossum* (1) (Figura 5).

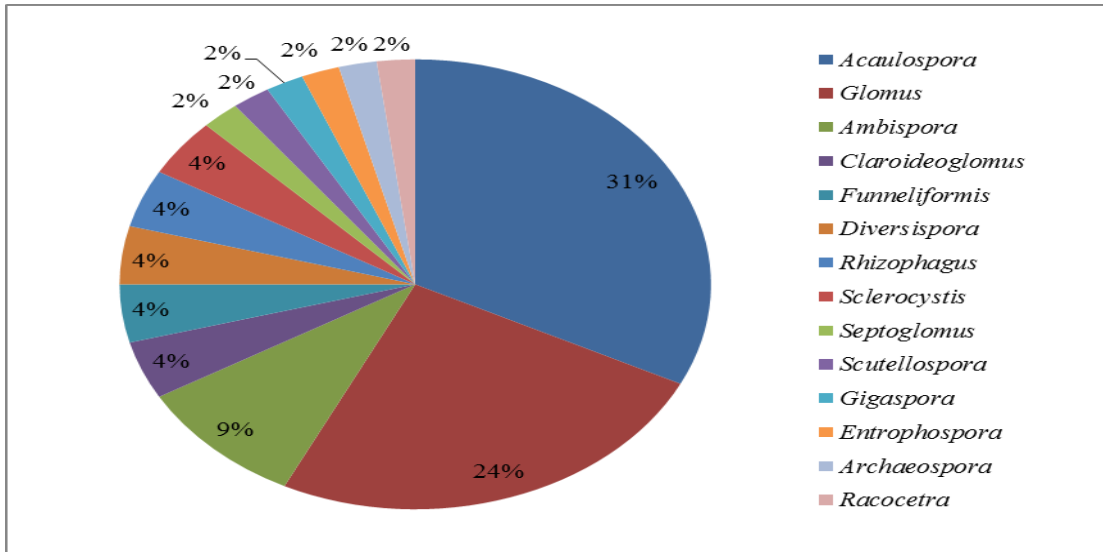


Figura 5. Porcentaje de especies de los catorce géneros de HMA presentes en todas las etapas de regeneración durante ambas temporadas, secas y lluvias.

El género *Acaulospora* tuvo la mayor riqueza de especies (14) que corresponden al 31%, seguido del género *Glomus sensu lato* (11) con el 24%, mientras que los géneros *Septoglomerus*, *Scutellospora*, *Gigaspora*, *Entrophospora*, *Archaeospora* y *Racocetra* presentaron los valores más bajos con sólo una especie, contribuyendo cada uno con el 2% (Figura 5).

Acaulospora scrobiculata, *Ambispora gerdemannii* y *Glomus* sp. 1 se presentaron en todos los sitios, mientras que *Acaulospora mellea*, *A. morrowiae*, *Funneliformis geosporus* y *Glomus ambisporum* se presentan sólo en once sitios. *Claroideoglomerus etunicatum* es la única especie presente en diez sitios. *Acaulospora foveata*, *A. spinosa*, *Glomus* sp. 6 y *Gl.* sp. 7 se presentaron en nueve sitios (Tabla 6).

Acaulospora elegans, *Glomus* sp. 5 y *Diversispora* aff. *spurca* fueron encontradas en los sitios de la etapa 4a y *Archaeospora* sp. sólo se encontró en un sitio de la etapa 4b, por lo que son consideradas especies exclusivas de estos sitios (Tabla 6). *Ambispora*

gerdemannii sólo se había reportado en matorral xerófilo y aquí fue encontrada en todas las etapas de regeneración durante ambas temporadas secas y lluvias.

Tabla 6. Familias y especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) encontradas en doce sitios pertenecientes a cuatro etapas de regeneración. 1a y 1b: Herbáceas, 2: Herbáceas y arbustos, 3a: Herbáceas y leguminosas, 3b: Herbáceas y árboles, 4a: Arbóreas (vegetación ribereña) y 4b: Arbóreas (selva). (1) indica presencia y (0) ausencia. Los valores de frecuencia relativa entre 75 y 100% se resaltan con negritas.

	1a	1b	2	3a	3b	4a	4b	Frecuencia relativa		
Diversisporales										
Acaulosporaceae										
<i>Acaulospora delicata</i> C. Walker, C.M. Pfeiff. & Bloss	0	0	0	1	1	0	1	0	33.33	
<i>Acaulospora elegans</i> Trappe & Gerd	0	0	0	0	0	0	0	1	0	8.33
<i>Acaulospora foveata</i> Trappe & Janos	1	1	1	1	0	1	1	1	1	75
<i>Acaulospora kentinensis</i> (C.G. Wu & Y.S. Liu) Kaonongbua, J.B. Morton & Bever	0	1	0	0	0	0	1	1	1	58.33
<i>Acaulospora laevis</i> Gerd. & Trappe	1	0	1	0	0	1	1	0	1	58.33
<i>Acaulospora mellea</i> Spain & N.C. Schenck	1	1	1	1	0	1	1	1	1	91.66
<i>Acaulospora morrowiae</i> Spain & N.C. Schenck	1	1	1	1	1	1	1	1	1	91.66
<i>Acaulospora rehmsii</i> Sieverd. & S. Toro	0	1	1	0	0	0	0	0	0	25
<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
<i>Acaulospora</i> sp. 1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	33.33
<i>Acaulospora</i> sp. 2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	8.33
<i>Acaulospora</i> sp. 3	1	1	0	1	0	1	0	0	1	50
<i>Acaulospora spinosa</i> C. Walker & Trappe	1	0	1	1	0	1	1	1	1	75
<i>Acaulospora</i> aff. <i>undulata</i> Sieverd., Agew	1	0	0	0	1	0	0	1	1	41.66
Diversisporaceae										
<i>Diversispora</i> aff. <i>aurantiz</i> (Blaszk., Blanke, Renker & Buscot) C. Walker & A. Schübler	1	0	0	0	0	1	0	1	1	58.33
<i>Diversispora</i> aff. <i>spures</i> Pfeiffer, Walker & Bloss	0	0	0	0	0	0	0	1	0	8.33
Gigasporaceae										
<i>Gigaspora gigantea</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) Gerd & Trappe	0	0	1	0	0	0	0	1	0	33.33
<i>Scutellospora gilmorei</i> (Trappe & Gerd.) C. Walker & F. E. Sanders	0	0	1	1	0	0	0	1	0	33.33
<i>Racocetra gregaria</i> (N.C.Schenck & T.H.Nicolson) Oehl, F.A.Souza & Sieverd	0	0	0	0	0	0	0	0	1	8.33
Glomerales										
Claroideoglomeraceae										
<i>Claroideoglomerus claroideum</i> (N.C. Schenck & G. S. Sm.) C. Walker & A. Schübler	0	0	0	0	1	0	0	0	1	16.66
<i>Claroideoglomerus etunicatum</i> (W.N. Becker & Gerd.) C. Walker & A. Schübler	1	1	1	1	1	1	0	1	1	83.33
<i>Entrophospora infrequens</i> (I.R. Hall) R.N. Ames & R.W. Schneid	1	0	0	0	0	1	0	0	0	16.66
Glomeraceae										
<i>Septoglomerus constrictum</i> (Trappe) C.Walker & A. Schübler	0	0	1	1	0	0	1	0	0	50
<i>Funneliformis geosporus</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schübler	1	0	1	1	1	1	1	1	1	91.66
<i>Funneliformis mosseae</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schübler	0	1	0	1	1	1	1	0	0	58.33
<i>Glomus insculptum</i> Blaszk., in Blaszkowski, Adamska & Czerniawska	0	0	0	0	0	0	0	0	1	8.33
<i>Glomus ambisporum</i> G.S. Sm. & N. C. Schenk	1	0	1	1	1	1	1	1	1	91.66
<i>Glomus</i> sp. 1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
<i>Glomus</i> sp. 2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	33.33
<i>Glomus</i> sp. 3	0	0	1	1	0	0	1	0	0	33.33
<i>Glomus</i> sp. 4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	16.66
<i>Glomus</i> sp. 5	0	0	0	0	0	0	0	1	0	8.33
<i>Glomus</i> sp. 6	1	1	1	1	1	1	0	0	1	75
<i>Glomus</i> sp. 7	1	0	1	0	1	1	1	0	1	75
<i>Glomus</i> sp. 8	1	0	1	0	0	0	0	0	0	25
<i>Glomus spinuliferum</i> Sieverd. & Oehl, in Oehl, Wiemken & Sieverding	1	0	1	1	0	1	1	0	1	66.66
<i>Rhizophagus clarus</i> (T.H. Nicolson & N.C. Schenck). C. Walker & A. Schübler	0	0	0	0	0	1	0	0	0	16.66
<i>Rhizophagus fasciculatus</i> (Thaxt.) C. Walker & A. Schübler	0	0	0	0	0	0	1	0	1	16.66
<i>Sclerocystis clavispora</i> Trappe	0	0	0	0	0	0	1	0	0	16.66
<i>Sclerocystis sinuosa</i> Gerd. & B. K. Bakshi	0	0	0	0	1	1	1	0	0	25
Archaeosporales										
Ambisporaceae										
<i>Ambispora appendicula</i> (Spain, Sieverd. & N.C. Schenck) C. Walker	1	1	1	1	0	0	1	1	0	50
<i>Ambispora gerdemannii</i> (S.L. Rose, B.A. Daniels & Trappe) C. Walker, Vestberg & A. Schübler	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100
<i>Ambispora</i> sp 1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	41.66
<i>Ambispora</i> sp 2	0	0	0	1	0	1	0	0	0	16.66
Archaeosporaceae										
<i>Archaeospora</i> sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.33

6.2. Abundancia de esporas

El género *Acaulospora* presentó 908 esporas, lo que corresponde al valor más alto, seguido del género *Glomus sensu lato* con 827 esporas, *Archaeospora sp.* y *Racocetra gregaria* sólo presentaron una espora, en un sitio de la etapa 4b y en un sitio de la etapa 4a, respectivamente (Figura 6).

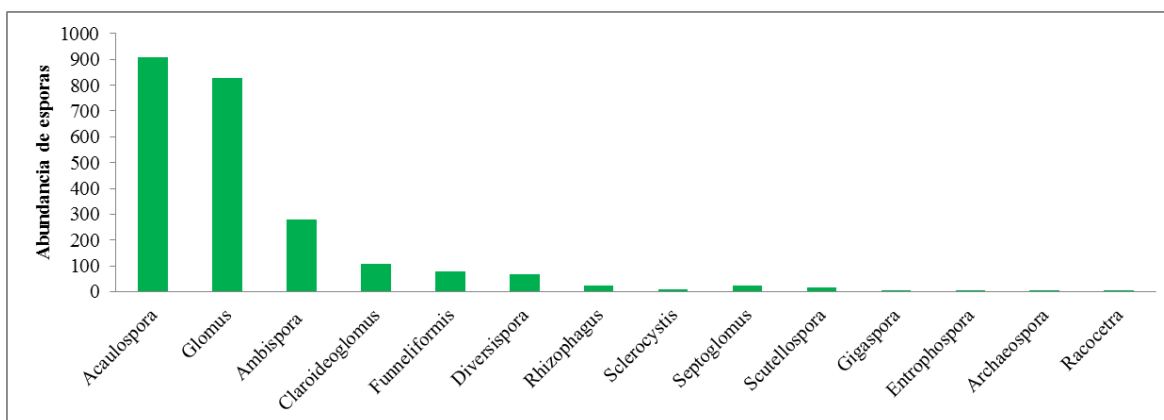


Figura 6. Abundancia total de esporas por género presentes en cada uno de los sitios en todas las etapas de regeneración durante ambas temporadas, secas y lluvias.

6.3. Riqueza de especies entre sitios

La mayor riqueza de especies (25) se presentó en un sitio de la etapa 2 y la menor (14) se presentó en un sitio de la etapa 1a (Tabla 7).

Tabla 7. Riqueza de especies de HMA en cada uno de los doce sitios, durante las etapas de regeneración.

Etapas de regeneración	1a	1a	1b	2	2	2	3a	3b	4a	4a	4b	4b
Riqueza de especies	22	14	24	25	16	22	21	18	20	23	21	23

1a y 1b: Herbáceas, 2: Herbáceas y arbustos, 3a: Herbáceas y leguminosas, 3b: Herbáceas y árboles, 4a: Arbóreas (Vegetación ribereña) y 4b: Arbóreas (Selva).

El ANOVA en cuanto a la riqueza de especies mostró diferencias significativas entre sitios ($F_{11,96} = 3.09$, $p < 0.001$), siendo un sitio de la etapa 2 el que tuvo los valores significativamente más altos y tres sitios, etapa 1a, etapa 2 y etapa 3b presentaron los valores significativamente más bajos (Figura 7).

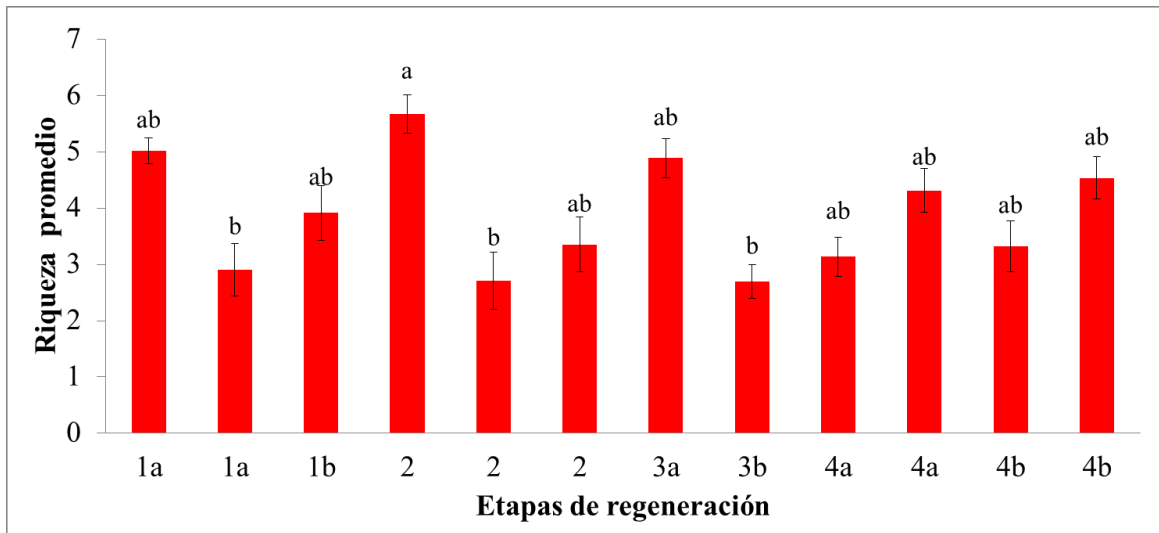


Figura 7. Riqueza promedio de especies de hongos micorrizógenos arbusculares en los doce sitios con distintas etapas de regeneración. Etapa 1a y 1b: Herbáceas, 2: Herbáceas y arbustos, 3a: Herbáceas y leguminosas, 3b: Herbáceas y árboles, 4a: Arbóreas (Vegetación ribereña) y 4b: Arbóreas (Selva). Letras iguales indican que no hay diferencias significativas de acuerdo a la Prueba de Tukey ($p < 0.001$).

6.4. Riqueza de especies entre temporadas

En cuanto a la riqueza de especies entre temporadas (secas y lluvias) los valores más altos se presentaron durante la temporada de secas con un total de 44 especies, mientras que durante la temporada de lluvias se presentaron 32 especies. Las temporadas secas y lluvias comparten 31 especies.

Acaulospora elegans, *Ambispora* sp 1, *Archaespora* sp, *Diversispora eburnea*, *Glomus insculptum*, *Gl.* sp. 2, *Gl.* sp. 3, *Gl.* sp. 4, *Gl.* sp. 5, *Gl.* sp. 6, *Racocetra gregaria*,

Rhizophagus fasciculatus, *Sclerocystis clavispora* y *S. sinuosa* fueron especies que sólo se presentaron durante la temporada de secas.

Acaulospora sp. 2 es una especie exclusiva de un sitio de la etapa 2, mientras que *Diversispora* aff. *spurca* sólo presentó tres esporas en un sitio de la etapa 4a, ambas presentes en la temporada de lluvias.

Tanto en la temporada de secas como de lluvias se presentaron *Acaulospora delicata*, *A. foveata*, *A. kentinensis*, *A. laevis*, *A. mellea*, *A. morrowiae*, *A. rehmi*, *A. scrobiculata*, *A. spinosa*, *A. aff. undulata*, *A. sp. 1*, *A. sp. 2*, *Ambispora appendicula*, *Am. gerdemannii*, *Am. sp. 2*, *Claroideogloium claroideum*, *C. etunicatum*, *D. aff. aurantia*, *Entrophospora infrequens*, *Septogloium constrictum*, *F. geosporus*, *F. mosseae*, *Gigaspora gigantea*, *Glomus ambisporum*, *Gl. spinuliferum*, *Gl. sp. 1*, *Gl. sp. 7*, *Gl. sp. 8*, *Rhizophagus clarus*, *Scutellospora gilmorei* y *Septogloium constrictum*.

De acuerdo a los valores obtenidos de la riqueza de especies, el ANOVA mostró diferencias marginalmente significativas entre temporadas ($F_{1,30,96}$, $p < 0.06$), y la Prueba de Tukey muestra que existen diferencias significativas entre ambas temporadas, presentándose una media mayor durante la temporada de secas (Figura 8).

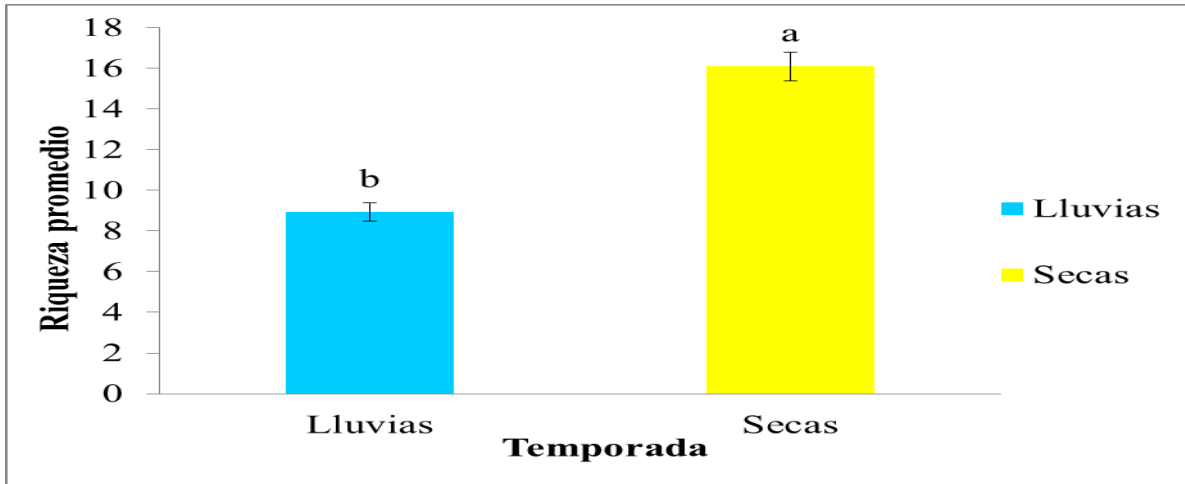


Figura 8. Riqueza promedio de especies de hongos micorrizógenos arbusculares durante la temporada de secas y lluvias. Letras diferentes indican que hay diferencias significativas de acuerdo a la Prueba de Tukey ($p < 0.06$).

Durante la temporada de secas los valores más altos de riqueza de especies se presentaron en un sitio de la etapa 4a con 22 especies, y los valores más bajos se presentaron en otro de los sitios de la etapa 4a con diez especies (Figura 9). Durante la temporada de lluvias los valores más altos de riqueza de especies se presentan en uno de los sitios de la etapa 4a con quince especies, y los valores más bajos en los sitios de la etapa 3b y 2 con cinco especies cada uno (Figura 9).

En general la riqueza de especies tiende a ser mayor durante la temporada de secas en once de los sitios, pero en un sitio de la etapa 4a la riqueza de especies fue mayor durante la temporada de lluvias.

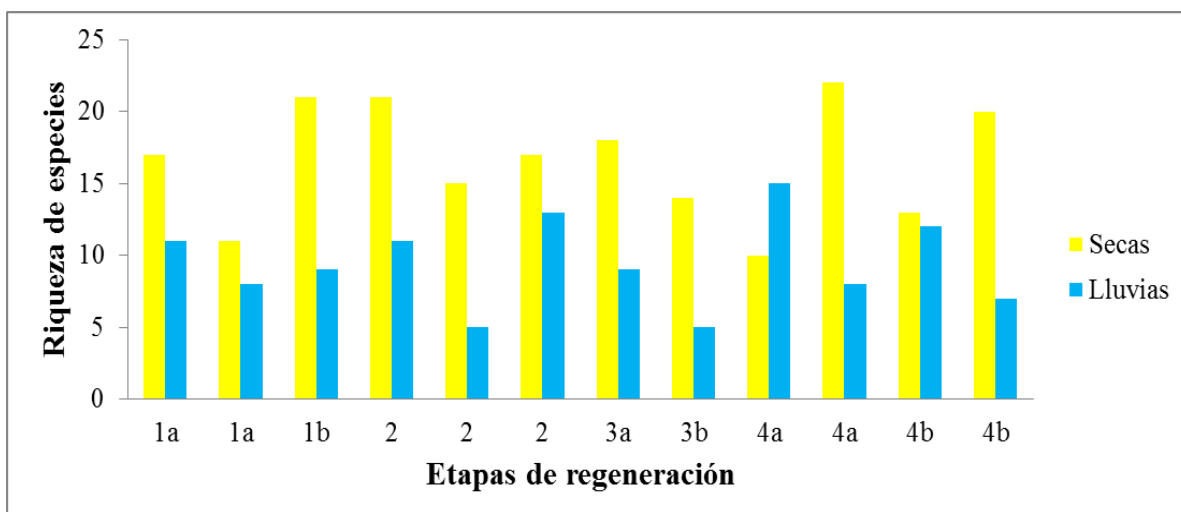


Figura 9. Riqueza total de especies de hongos micorrizógenos arbusculares en los doce sitios en las etapas de regeneración durante la temporada seca y de lluvias. Etapa 1a y 1b: Herbáceas, 2: Herbáceas y arbustos, 3a: Herbáceas y leguminosas, 3b: Herbáceas y árboles, 4a: Arbóreas (Vegetación ribereña) y 4b: Arbóreas (Selva).

6.5. Abundancia de esporas entre sitios

La mayor abundancia de esporas se presentó en uno de los sitios de la etapa 2 con 413 esporas, y la menor en el sitio de la etapa 3b con 61 esporas (Tabla 8).

Tabla 8. Abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en cada uno de los sitios con diferente etapa sucesional.

Etapas de regeneración	1a	1a	1b	2	2	2	3a	3b	4a	4a	4b	4b
Abundancia de esporas	268	79	366	413	122	156	300	61	78	196	71	237

Etapa 1a y 1b: Herbáceas, 2: Herbáceas y arbustos, 3a: Herbáceas y leguminosas, 3b: Herbáceas y árboles, 4a: Arbóreas (Vegetación ribereña) y 4b: Arbóreas (Selva).

El ANOVA en cuanto a la abundancia de esporas mostró diferencias significativas entre sitios ($F_{11,96}=4.56$, $p<0.001$), siendo el sitio de la etapa 2 el que tuvo los valores más altos, mientras que un sitio de la etapa 1a presentó los valores más bajos (Figura 10).

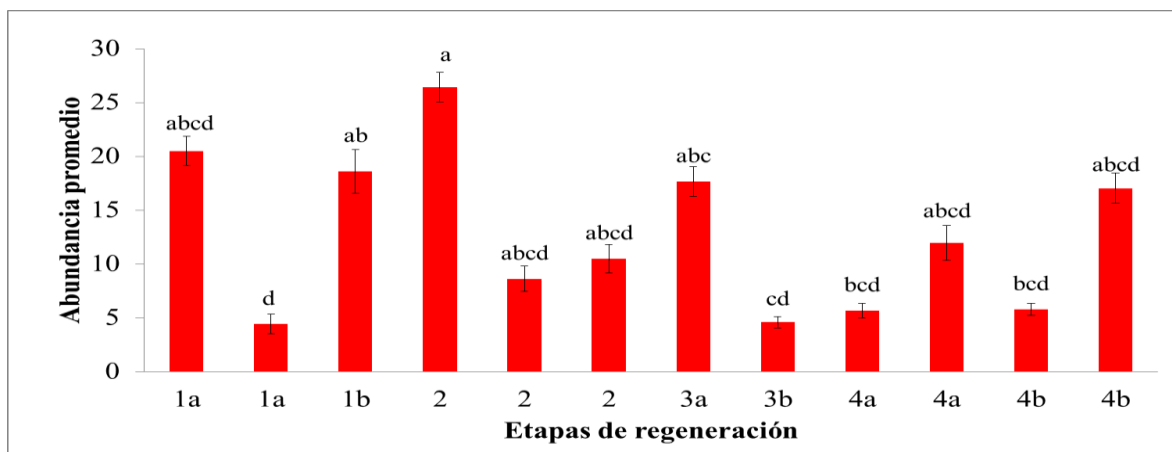


Figura 10. Abundancia promedio de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en los sitios con distintas etapas de regeneración. Etapa 1a y 1b: Herbáceas, 2: Herbáceas y arbustos, 3a: Herbáceas y leguminosas, 3b: Herbáceas y árboles, 4a: Arbóreas (Vegetación ribereña) y 4b: Arbóreas (Selva). Letras iguales indican que no hay diferencias significativas de acuerdo a la Prueba de Tukey ($p<0.001$).

De acuerdo con los valores de abundancia relativa durante la temporada de secas *Glomus* sp. 1 presentó la mayor abundancia de esporas, seguida de *Ambispora gerdemannii*, *Acaulospora mellea*, *A. morrowiae*, *A. scrobiculata* y *Claroideoglossum etunicatum*.

Durante la temporada de lluvias igualmente *Glomus* sp. 1 presentó la mayor abundancia de esporas, seguida de *Acaulospora mellea*, *Ambispora gerdemannii*, *Acaulospora scrobiculata*, *A. morrowiae* y *A. aff. undulata*.

6.6. Abundancia de esporas entre temporadas

Se encontraron un total de 2343 esporas vivas, las cuales presentaron contenido citoplasmático, 1591 corresponden a la temporada de secas y 752 a la temporada de lluvias. Durante la temporada seca 7187 fueron esporas muertas; en la temporada de lluvias 4793 fueron esporas muertas, estas presentaban rasgos característicos de las esporas (forma, estratos e hifa, de ser el caso), pero estaban muy maltratadas, rotas y no presentaron contenido citoplasmático normal, sino aire o contenido formado por células levaduriformes, bacterias, hifas de hongos filamentosos, etc. Durante la temporada de secas se encontraron granos de polen y otras estructuras no pertenecientes a los HMA, las cuales no fueron consideradas en el conteo.

De acuerdo con la abundancia de esporas, el ANOVA presentó diferencias marginalmente significativas entre temporadas ($F_{1,21.15}$, $p < 0.06$) y la Prueba de Tukey muestra que existen diferencias significativas durante la temporada de secas y de lluvias, presentándose una media mayor durante la temporada de secas de acuerdo a la abundancia de esporas (Figura 11).

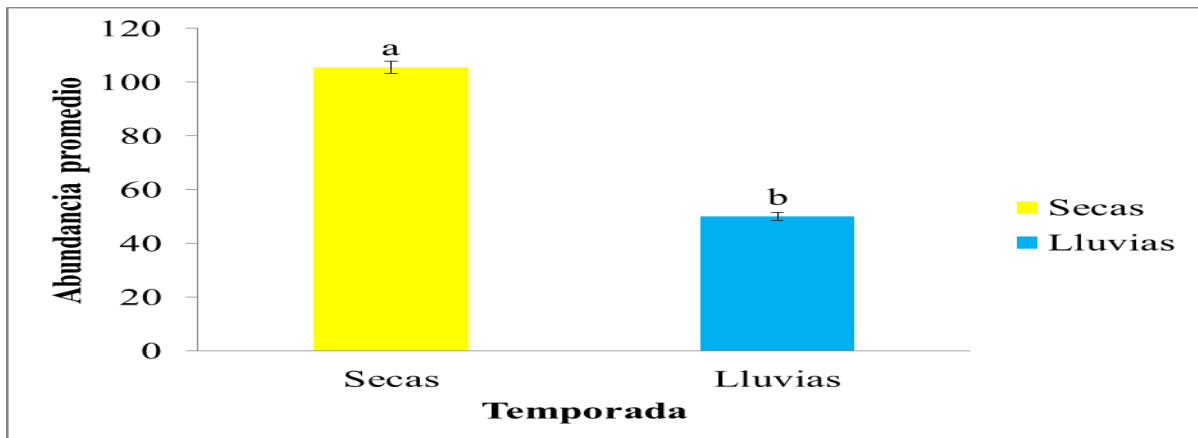


Figura 11. Abundancia promedio de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares durante la temporada de secas y lluvias. Letras diferentes indican que hay diferencias significativas de acuerdo a la Prueba de Tukey ($p < 0.05$).

Durante la temporada de secas los valores más altos de abundancia de esporas se presentaron en uno de los sitios que corresponde a la etapa 2 con 309 esporas, y la menor se presentó en un sitio de la etapa 4a con 37 esporas (Figura 12).

Durante la temporada de lluvias los valores más altos de abundancia de esporas se presentaron en uno de los sitios de la etapa 1a con 139 esporas y la menor en el sitio de la etapa 3b con 17 esporas (Figura 12).

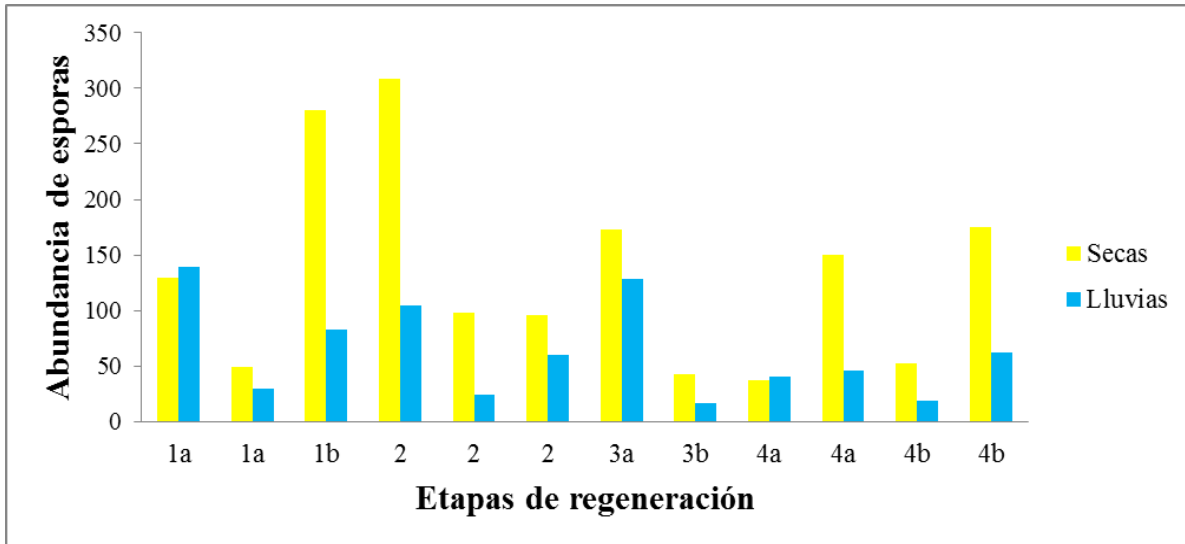


Figura 12. Número total de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en los doce sitios en las etapas de regeneración durante la temporada seca y de lluvias. Etapa 1a y 1b: Herbáceas, 2: Herbáceas y arbustos, 3a: Herbáceas y leguminosas, 3b: Herbáceas y árboles, 4a: Arbóreas (Vegetación ribereña) y 4b: Arbóreas (Selva).

En general durante la temporada de secas se tiene la mayor abundancia de esporas en todas las etapas, pero en uno de los sitios de la etapa 1a y otro de la etapa 4a ocurrió que la mayor abundancia de esporas se presentó durante la temporada de lluvias.

6.7. Índice de Diversidad de Shannon-Wiener (H')

Se calculó este índice para cada uno de los sitios de las etapas de regeneración durante la temporada de secas y lluvias, el valor de diversidad más alto durante la temporada de secas se presentó en uno de los sitios de la etapa 4a (1.17) y el valor más bajo (0.81) en un sitio de la etapa 1a (Tabla 9, A).

Durante la temporada de lluvias el valor más alto se presentó en un sitio de la etapa 4b (1.04) y el valor más bajo (0.39) en un sitio de la etapa 2 (Tabla 9, A).

6.8. Equitatividad

Durante la temporada de secas la distribución de las especies tiende a ser más homogénea, presentándose los valores más altos en los sitios de la etapa 4a (0.87) y el valor más bajo en un sitio de la etapa 1a (0.66) (Tabla 9, B).

Durante la temporada de lluvias la distribución de la especies tiende a presentar diferencias muy marcadas, ya que la diferencia entre el valor más alto (0.96) que se presentó en un sitio de la etapa 4b y el valor más bajo (0.41) que se presentó en un sitio de la etapa 2 es muy grande (Tabla 9, B)

Comparando los valores de diversidad y equitatividad entre sitios durante la temporada de lluvias, en uno de los sitios de la etapa 2 tanto la diversidad como la equitatividad presentaron los valores más bajos, mientras que los valores más altos se presentaron en un sitio de la etapa 4b. Al comparar los valores de diversidad y equitatividad entre sitios durante la temporada de secas, los valores más altos de ambos se presentaron en los sitios de la etapa 4a y los valores más bajos en un sitio de la etapa 1a.

Tabla 9. A) Valores del índice de diversidad de Shannon-Wiener en los sitios en las etapas de regeneración durante la temporada de secas y lluvias. B) Valores de equitatividad en los sitios en las etapas de regeneración durante la temporada de secas y lluvias. Etapa 1a y 1b: Herbáceas, 2: Herbáceas y arbustos, 3a: Herbáceas y leguminosas, 3b: Herbáceas y árboles, 4a: Arbóreas (Vegetación ribereña) y 4b: Arbóreas (Selva).

	Etapas de regeneración	1a	1a	1b	2	2	2	3a	3b	4a	4a	4b	4b
A)	Secas	0.81	0.89	0.88	1.07	0.89	0.9	0.89	0.83	0.87	1.17	0.84	0.96
	Lluvias	0.53	0.65	0.39	0.74	0.6	0.92	0.43	0.48	1.02	0.74	1.04	0.65
B)	Secas	0.66	0.86	0.67	0.81	0.76	0.73	0.71	0.73	0.87	0.87	0.75	0.74
	Lluvias	0.51	0.72	0.41	0.71	0.86	0.83	0.45	0.69	0.87	0.82	0.96	0.76

6.9. Índice de Similitud de Sørensen

Durante la temporada de secas los sitios comparten el 40% de las especies. El sitio de la etapa 3b es un grupo que comparte más del 40% de sus especies con sitios de la etapa 2, etapa 1b y etapa 3a los cuales forman un solo grupo que comparte más del 50% de las especies. Un sitio de 4b comparte mas del 60% de las especies con un sitio de la etapa 2, sin embargo otro sitio de la etapa 4b comparte más del 40% de sus especies con un sitio de la etapa 4a (Figura 13).

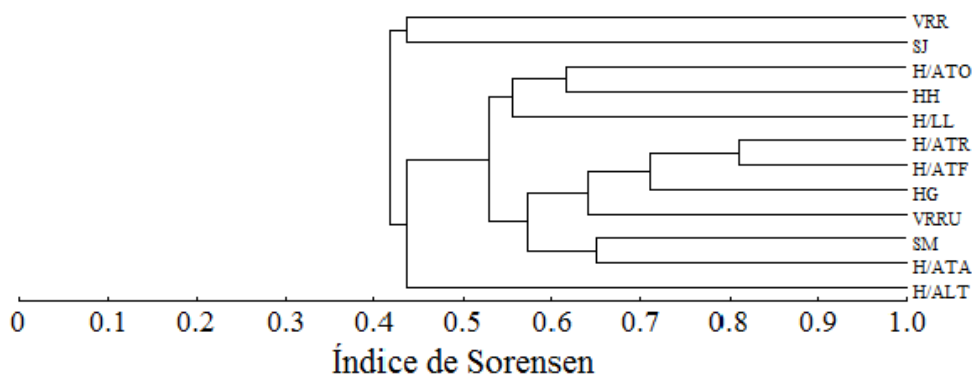


Figura 13. Dendrograma de los sitios de estudio durante la temporada de secas en función del Índice de Similitud de Sørensen. Etapa 1a y 1b: Herbáceas (HG, HH, H/ATF), 2: Herbáceas y arbustos (H/ATR, H/ATO, H/ATA), 3a: Herbáceas y leguminosas (H/LL), 3b: Herbáceas y árboles (H/ALT), 4a: Arbóreas (Vegetación ribereña) (VRRU, VRR) y 4b: Arbóreas (Selva) (SM, SJ).

Durante la temporada de lluvias los sitios comparten el 30% de las especies. Los sitios de la etapa 2, etapa 1a y etapa 3a forman un grupo compartiendo el 50% de las especies. Un sitio de la etapa 4b comparte más del 60% de las especies con un sitio de la etapa 4a, el otro sitio de la etapa 4b con un sitio de etapa 1a, otro sitio de la etapa 3b y un sitio de la etapa 2 comparte el 80% de las especies (Figura 14).

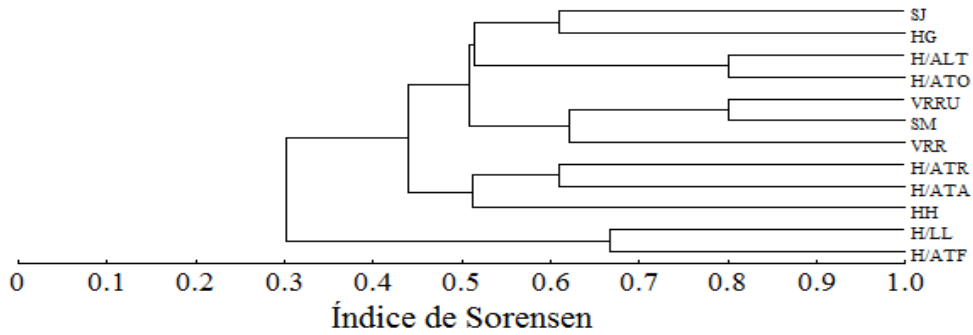
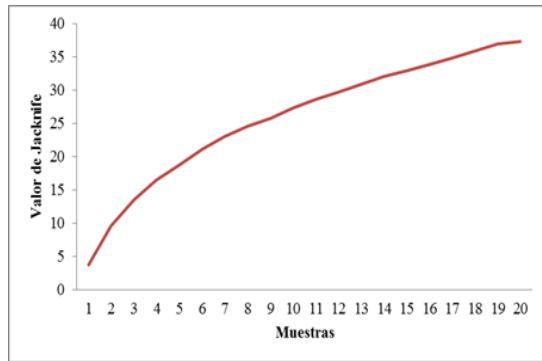


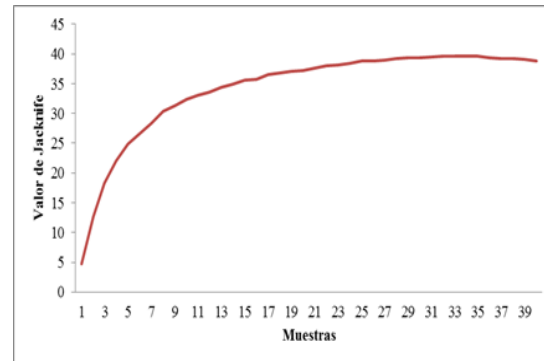
Figura 14. Dendrograma de los sitios de estudio durante la temporada de lluvias en función del Índice de Similitud de Sørensen. Etapa 1a y 1b: Herbáceas (HG, HH, H/ATF), 2: Herbáceas y arbustos (H/ATR, H/ATO, H/ATA), 3a: Herbáceas y leguminosas (H/LL), 3b: Herbáceas y árboles (H/ALT), 4a: Arbóreas (Vegetación ribereña) (VRRU, VRR) y 4b: Arbóreas (Selva) (SM, SJ).

6.10. Curvas de acumulación de especies

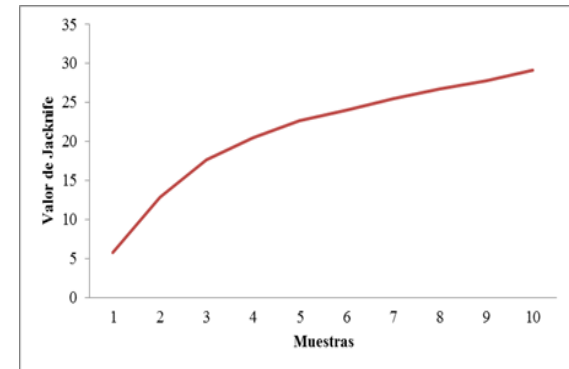
Solo la curva de acumulación de especies de los sitios de la etapa 2 alcanza el máximo a partir de la muestra 28 a la 39 (Figura 15). Las curvas de acumulación de especies de los demás sitios nunca alcanzan el valor máximo; sin embargo los sitios de la etapa 4a y 4b tienen curvas de acumulación de especies semejantes. El sitio de la etapa 3b presenta una curva creciente lo que indica que es necesario realizar un mayor esfuerzo de muestreo en este sitio. En base con el Índice de Jacknife 1, el número de especies esperadas para los sitios de la etapa 1a fue de 34, de 29 para el sitio de la etapa 3a, de 27 para el sitio de la etapa 3b, 39 para los sitios de la etapa 2, de 37 para los sitios de la etapa 4a y 37 para los sitios de la etapa 4b.



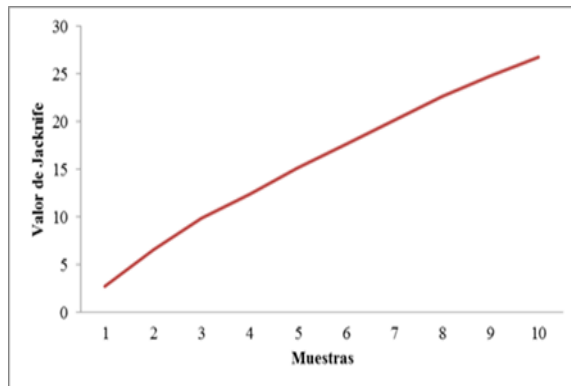
A



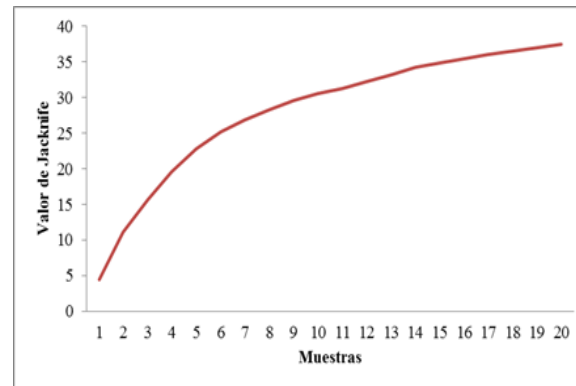
B



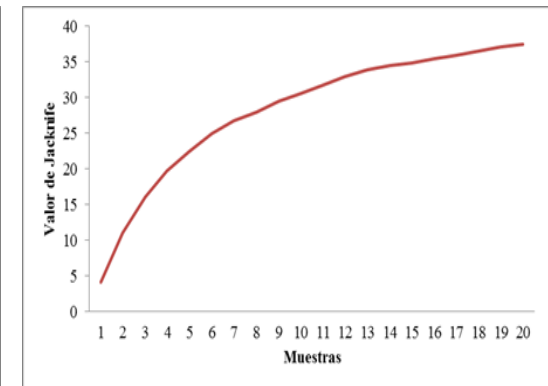
C



D



E



F

Figura 15. Curvas de acumulación de especies. **A.** Etapa 1a y 1b: Herbáceas, **B.** Etapa 2: Herbáceas y arbustos, **C.** Etapa 3a: Herbáceas y leguminosas, **D.** Etapa 3b: Herbáceas y árboles, **E.** Etapa 4a: Arbóreas (Vegetación ribereña) y **F.** Etapa 4b: Arbóreas (Selva).

7. DISCUSIÓN

La riqueza de HMA encontrada (45 especies) representa el 19.3% de las 233 especies descritas a nivel mundial (Schüßler y Walker, 2010), y el 55% de las reportadas para México (Montaño *et al.*, 2012). Es la segunda más alta reportada para México, después de la registrada por Violi *et al.* (2008) quienes reportaron un total de 60 especies dentro de una zona de selva y áreas con cierto grado de disturbio dentro de los estados de Chiapas y Veracruz, aunque en Chiapas sólo reporta 35 especies.

El estudio de la comunidad de HMA en México y principalmente en selvas húmedas aún es muy escaso, y la Selva Lacandona no es la excepción ya que no se han realizado otros estudios previos con los cuales se puedan hacer comparaciones con los resultados obtenidos. Sin embargo, estudios de HMA realizados en otras selvas, principalmente en la selva húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz, como bajo árboles remanentes en la que se reportaron 13 especies (Ramírez *et al.*, 1997), sitios con distinto grado de disturbio con 16 especies (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999), en bordes con 26 especies (Núñez, 2006), en fragmentos de distintos tamaños con 19 especies (Luna, 2009), en distintos usos de suelo registrándose 44 especies (Varela *et al.*, 2009), y en fragmentos de vegetación remanente con 43 especies Sánchez-Gallen (2011), nos permiten hacer comparaciones y nuestro trabajo es el que registra una mayor riqueza de especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA).

Al caracterizar los sitios en etapas de regeneración (Etapa 1a y 1b: Herbáceas, Etapa 2: Herbáceas y arbustos, Etapa 3a: Herbáceas y leguminosas, Etapa 3b: Herbáceas y árboles, Etapa 4a: Arbóreas -Vegetación ribereña- y Etapa 4b: Arbóreas-Selva), se puede

observar que la riqueza encontrada en este estudio no coincide con lo mencionado por Janos (1980), quien señaló que la menor riqueza de especies será encontrada durante las etapas tempranas de la sucesión y aumentaría hasta alcanzar la mayor riqueza durante las etapas tardías. En este estudio la mayor riqueza de especies se encontró en sitios de la etapa 2 con un total de 25 especies y la menor riqueza de especies se encontró en un sitio de la etapa 1a con 14 especies, lo que indica que la comunidad de HMA no sigue un patrón en cuanto a etapas de regeneración dentro de la Selva Lacandona, en el municipio de Marqués de Comillas.

La mayor riqueza de especies se presentó durante la temporada de secas con 44 especies, lo que significa que la marcada temporada de secas en la zona de estudio si influye en los patrones de esporulación de las especies. La disponibilidad de agua es muy importante para la germinación de las esporas (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999) y al no contar con este recurso, estas se hallan en latencia, por lo tanto se encontró una mayor riqueza de especies, a comparación de la temporada de lluvias donde solo fueron encontradas 32 especies. Esto coincide con lo encontrado por Ramírez *et al.* (1997) quienes reportan una menor riqueza de especies durante la temporada de lluvias y esto lo atribuyen también a la disponibilidad diferencial de agua, además de la influencia de otros factores como la elevada actividad microbiana y la depredación de micelio y esporas de HMA por la microfauna edáfica. Lo anterior coincide con lo observado por Guadarrama *et al.* (2008) quienes en una selva baja caducifolia realizaron un estudio a principios de la temporada de lluvias cuando la vegetación comienza a crecer después de una temporada de sequía de seis meses, momento en el que ocurre la colonización de nuevos huéspedes (Allen *et al.*, 1998) motivo por el cual la abundancia de esporas fue menor.

Glomus sp. 1 fue la morfoespecie más abundante tanto en secas como en lluvias, lo que significa que la estacionalidad no es un factor que influya en los patrones de esporulación de esta especie y que se trata de una especie generalista. También se encontró en todas las etapas de regeneración, lo que sugiere que es una especie cosmopolita, además tiene la capacidad de dispersarse y colonizar nuevas especies vegetales y con ello nuevos hábitats sin importar las condiciones tanto ambientales como del suelo (Pawłowska y Chavart, 2002).

En los sitios de la etapa 2 se presentó la mayor abundancia de esporas con 413, lo que indica que en estos sitios las especies de HMA se encuentran bajo estrés lo que induce su esporulación (Mosse, 1973), o también que podría influir la reducción en la disponibilidad de carbohidratos o nutrientes específicos (Moorelandecker, 1983). En estos sitios la menor densidad aparente del suelo permite un mayor crecimiento de las raíces de las plantas y por lo tanto los HMA cuentan con una mayor disponibilidad de hábitat donde pueden desarrollarse y tener una mayor esporulación (Siqueira *et al.*, 1989; Picone, 2000; Lovelock *et al.*, 2003; Stürmer y Siqueira, 2010). Otro factor importante es el pH, que en estos sitios se encuentra entre 6.2 y 6.7, y se ha reportado que el pH ideal para el desarrollo de los HMA está entre seis y siete (Bagyaraj, 1991), por lo que en esto pudo haber influido en la mayor abundancia de esporas.

En el sitio de la etapa 3b, la densidad aparente del suelo muestra un valor alto, lo que indica que son suelos muy compactos que no permiten un buen crecimiento de las raíces y por lo tanto la disponibilidad de hábitat para los HMA es menor, debido a esto en estos sitios se encontró la menor abundancia de esporas con 61, también puede influir el hecho de que para las especies de HMA les resulta un costo energético mayor producir

esporas a comparación de hifas en estos sitios (Varela *et al.*, 2009), o también puede ser debido a su mecanismo de dispersión en estos sitios es a través de hifas y no de esporas (Muthukumar *et al.*, 2003).

Otros estudios realizados en selvas húmedas, entre ellos los de Ramírez *et al.* (1997) y Violi *et al.* (2008), también reportaron que los sitios fueron dominados por especies de los géneros *Acaulospora* y *Glomus sensu lato*; en nuestro estudio el género *Acaulospora* presentó la mayor riqueza de especies (14) en comparación con el género *Glomus sensu lato* con sólo once. En cuanto a la abundancia de esporas *Acaulospora* presentó 908 y *Glomus sensu lato* 827. Otros estudios realizados también en sistemas tropicales han encontrado que este último género es más dominante que *Acaulospora* entre ellos, Zhao *et al.* (2003) en China, Mangan *et al.* (2004) en Panamá, Zangaro *et al.* (2007), Stürmer y Siqueira (2006) en Brasil, y en México, Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999), Luna (2009), Varela *et al.* (2009) y Sánchez-Gallen (2011).

Ambos géneros son resistentes a disturbios en el suelo (Boddington y Dood, 2000) ya que han sido observados en sitios deteriorados, poco conservados o con algún cambio de uso de suelo; todas las especies de ambos géneros fueron encontradas en todas las etapas, lo que indica que son especies capaces de resistir cambios en las condiciones edáficas, entre ellas la compactación, temperatura, humedad, pH, etc. (Pawlowska y Chavart, 2002). La presencia de especies del género *Acaulospora* en Nicaragua, Costa Rica y Brasil (Siqueira *et al.*, 1989; Picone 2000; Lovelock *et al.*, 2003) es explicada por su adaptación a suelos degradados, poco fértiles y con valores bajos de pH. Su dominancia en los sitios de estudio puede ser explicada por la distribución uniforme de precipitación durante el año (Lovelock *et al.*, 2003) lo cual es consistente con nuestro trabajo ya que es una de las zonas con los

mayores niveles de precipitación del país durante todo el año (García, 1998). Cabe mencionar que la presencia de especies del género *Acaulospora* en los sitios de la etapa 4b se debe quizá a que el pH del suelo se encuentra entre ácido y básico, lo que indica que se trata de especies que tienen un amplio rango de pH, lo cual ha sido reportado por Silva *et al.* (2007) quienes observaron que algunas especies se presentaron en sitios con valores de pH de 4.9 a 6.4, y también se ha observado su preferencia por suelos ácidos (Souza *et al.*, 2003).

En cuanto a la presencia de especies de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora*, en este estudio solo se encontró una especie de cada género, *G. gigantea* y *S. gilmoreii* ambas en un sitio de la etapa 1b, lo que indica que se trata de un sitio poco perturbado (Allen *et al.*, 2003) a pesar de haber ocurrido un cambio de uso de suelo. Por otro lado *G. gigantea* se presentó en los dos sitios de la etapa 4b pero sólo durante la temporada de secas, lo que sugiere que las condiciones ambientales más constantes no promueven la esporulación de esta especie, ya que las esporas son estructuras de resistencia y reproducción. Otro factor importante es la cantidad de carbono en el suelo, ya que en selvas de este tipo se ha reportado que es muy escaso y debido a ello los HMA no lo asignan a la producción de esporas (Sánchez-Gallen, 2011). Ambas especies presentan la mayor abundancia de esporas durante la temporada de secas, quizá por su estado de latencia por la baja disponibilidad de agua, aunque también es posible que estas especies no esporulen aunque si se encuentren dentro de las raíces (Clapp *et al.*, 1995), por lo que se les denomina especies raras.

Archaeospora sp. 1 es una especie exclusiva de un sitio de la etapa 4b y sólo se encontró una espora durante la temporada de secas. Luna (2009) encontró que *Archaeospora* en condiciones de bajo disturbio tiende a esporular menos y cuando se trata

de algún sitio con disturbio se promueve una mayor esporulación lo que coincide con lo observado por Varela *et al.* (2009) en pastizales y milpas de Los Tuxtlas, Veracruz. La baja esporulación de esta especie combinada con la temporada de lluvias que favorece la germinación de las esporas, da como resultado la ausencia de las mismas durante esta temporada.

Acaulospora elegans, *Glomus* sp. 5 y *Diversispora* aff. *spurca* sólo fueron encontradas en sitios de la etapa 4a, lo que podría indicar que estas especies son específicas a ciertas condiciones ambientales o bien establecen una complementariedad funcional (Koide, 2000; van der Heijden y Sanders, 2002) con especies de plantas que pudiesen encontrarse sólo en este tipo de vegetación en etapas tardías de la regeneración con la que forman la asociación micorrízica en estos sitios. Sin embargo, *Acaulospora elegans* ha sido reportada por Zhang y Wang (1991) en el Noreste de China en zonas de Beijing y Xinjiang en cultivos de cereales, hortalizas, melón y plantas silvestres.

Glomus insculptum es un nuevo registro para México; sólo ha sido reportada en dunas del desierto de Bledowska en Polonia (Blaszkowski *et al.*, 2004). Sin embargo, aquí se registraron tres esporas durante la época de lluvias en un sitio de la etapa 4a. Así, esta especie es reportada por primera vez en nuestro trabajo en una selva.

Durante la temporada de secas la abundancia de esporas fue mayor, lo que coincide con los resultados obtenidos por Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999), en sitios con diferentes regímenes de disturbio en la selva húmeda de Los Tuxtlas. También Sigüenza *et al.* (1996) observaron que la estacionalidad es un factor determinante en la producción de esporas y en la colonización micorrízica. Debido a que durante esta temporada la escasez

de agua aumenta y por lo tanto la humedad del suelo disminuye y la temperatura aumenta, los hongos ante esta situación de estrés tenderán a esporular.

Durante la temporada de lluvias la abundancia de esporas fue menor, debido a que la disponibilidad de agua es mayor y las esporas que se encontraban en latencia tienden a germinar. Esto también es consistente con lo encontrado por Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999) en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Durante la temporada de lluvias se ha encontrado que el micelio intra y extraradical aumentan debido a que la germinación de las esporas es favorecida y por lo tanto la colonización micorrízica aumenta y la abundancia de esporas disminuye (Ragupathy y Mahadevan, 1993).

En cuanto al gradiente sucesional, Zangaro *et al.* (2000) reportaron la mayor abundancia de esporas en etapas tempranas, atribuyéndolo a que durante esta etapa las especies pioneras son dominantes y son muy micotróficas, además de permitir el reclutamiento de plántulas; conforme avanza la sucesión las especies son menos dependientes de los HMA y esto es reflejado en la menor abundancia de esporas que fueron encontradas. Zangaro *et al.* (2012) encontraron que conforme avanza la sucesión la abundancia de esporas tiende a disminuir ya que durante etapas tempranas las especies vegetales producen mayor número de raíces y por lo tanto la colonización de HMA es mayor, sin embargo durante las etapas tardías las especies vegetales producen menos raíces y por lo tanto la colonización de HMA es menor y esto es reflejado en una abundancia de esporas menor.

Algunos estudios en ecología de micorrizas han utilizado curvas de acumulación de especies basadas en estimadores no paramétricos para determinar la riqueza de especies

esperadas en algún sitio, entre ellos Picone (2000) y Whitcomb y Stutz (2007). En nuestro estudio, sólo la curva que pertenece a la etapa 2 alcanzó la asíntota lo que indica que el muestreo realizado en estos sitios fue suficiente para encontrar la mayoría de las especies. En cuanto a los demás sitios se requiere un esfuerzo de muestreo mayor ya que ninguna de las curvas de acumulación de especies alcanzó la asíntota, sin embargo al comparar la riqueza de especies esperada con la observada, la primera tiende a ser más alta en todos los sitios y al agrupar los sitios en un gradiente sucesional la riqueza esperada tampoco sigue una tendencia a aumentar conforme avanza la sucesión.

Aunque la riqueza de especies es muy alta en este sitio de estudio, es necesario realizar más muestreos y con esto conocer de manera más precisa que especies conforman la estructura de la comunidad de HMA. También es necesario tener más información sobre la composición florística de cada uno de los sitios, así como más datos de las propiedades físico-químicas del suelo como textura (% de arena, limo, arcilla), contenido de materia orgánica, carbono orgánico, capacidad de intercambio catiónico, concentración de fósforo lábil y nitrógeno total, que permitan realizar interpretaciones más precisas y con esto poder realizar un modelo que permita mostrar que variables influyen en la estructura de la comunidad de HMA en la zona de estudio.

8. CONCLUSIONES

Se puede destacar la importancia de la Selva Lacandona con respecto a los HMA y a la ecología de micorrizas en zonas tropicales y en México, ya que se trata del segundo sitio con la mayor riqueza de especies en el país. Una de las especies registradas en este trabajo *Glomus insculptum* constituye un nuevo registro para México.

Los análisis mostraron diferencias significativas tanto entre sitios como entre temporadas, lo que indica que al haber cambios en el uso de suelo en este sitio, tanto la riqueza de especies como la abundancia de esporas, se ve afectada. En general la riqueza de especies esperada es más alta que la observada.

A pesar de que el sitio de estudio representa solo una pequeña parte de la Selva Lacandona, es muy importante ya que alberga una gran diversidad de HMA, de ahí la importancia de su estudio para futuros proyectos de conservación y restauración ecológica.

9. LITERATURA CITADA

Abbot, L. y Robson, A. 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agriculture Ecosystems and Environment* **35**: 121-150.

Abbot, L. y Gazey, C. 1994. An ecological view of the formation of VA mycorrhizas. *Plant and soil* **159**: 69-78.

Alarcón, A., Hernández-Cuevas, L., Ferrera-Cerrato, R. y Franco-Ramírez, A. 2012. Diversity and agricultural applications of arbuscular mycorrhizal fungi in Mexico. *Biofertilizers & Biopesticides* **3**: 1-15.

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

Allen, M. 1991. The ecology of mycorrhizae. Cambridge University Press, EU. 184 pp.

Allen, E. B., Rincón, E., Allen, M.F., Pérez-Jiménez, A. y Huante, P. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous Forest in México. *Biotropica* **30**: 261-274.

Allen, E.B., Allen, M.F., Egerton-Warburton, L., Corkidi L. y Gómez-Pompa, A. 2003. Impacts of early-and late-seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, México. *Ecological Applications* **13**: 1701-1717.

Álvarez-Sánchez, J., Guadarrama, P., Sánchez-Gallen, I. y Olivera, D. 2007. Restauración de ambientes deteriorados derivados de la selva tropical húmeda: El uso de hongos micorrizógenos arbusculares. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **80**: 59-68.

Álvarez-Sánchez, J., Sánchez-Gallen, I. y Guadarrama, P. 2009. Ecophysiological Traits of Tropical Rain Forest Seedlings Under Arbuscular Mycorrhization: Implications In Ecological Restoration. **En**: Varma, A. y Kharkwal, A.C.(Eds.). *Symbiotic Fungi: Principles and Practice*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 293-305.

Álvarez-Sánchez, J., Johnson, N., Antoninka, A., Chaudhary, V., Lau, Matthew., Owen, M., Sánchez-Gallen, I., Guadarrama, P. y Castillo, S. 2012. Large-scale diversity patterns in spore communities of arbuscular Mycorrhizal fungi. **En**: Pagano, M.C. (Ed.). *Mycorrhiza: Occurrence and Role in Natural and Restored Environments*. Nova Science Publishers, Hauppauge, NY (USA). pp. 29-47.

Azcón, R. 2000. Papel de la simbiosis micorrízica y su interacción con otros microorganismos rizosféricos en el crecimiento vegetal y sostenibilidad agrícola. **En:** Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (Eds.). Ecología, fisiología y biotecnología de la micorriza arbuscular. IRENAT-Colegio de Postgraduados. Montecillo Mundi Prensa, México. pp. 1-15.

Aziz, T., Sylvia, D. y Doren, R. 1995. Activity and species composition of arbuscular mycorrhizal fungi following soil removal. *Ecological Applications* **5**: 776-784.

Bago, B., Azcón-Aguilar, C., Sachar-Hill, Y. y Pfeffer, P. E. 2000. El micelio externo de la micorriza arbuscular como puente simbiótico entre la raíz y su entorno. **En:** Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (Eds.). Ecología, Fisiología y Biotecnología de la Micorriza Arbuscular. Colegio de Postgraduados. Mundi Prensa. S. A. de C. V. México. 251 pp.

Bagyaraj, B. D. 1991. Ecology of vesicular-arbuscular mycorrhizae. **En:** Arora, D. K., Rai, B., Mukerji, K.G. y Knudsen, G.R. (Eds.). Handbook of applied Mycology 1: Soil and Plants Marcel Dekker, New York pp. 3-34.

Bécard, G. y Pfeffer, P.E. 1993. Status of nuclear division in arbuscular mycorrhizal fungi during in-vitro development. *Protoplasma* **174**: 62-68.

Blaszkowski, J., Adamska, I. y Czerniawska, B. 2004. *Glomus insculptum*, a new arbuscular Mycorrhizal species from Poland. *Mycotaxon* 89 (2): 225-234.

Boddington, C. L. y Dood, J. C. 2000. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. Field studies in an Indonesian Ultisol. *Plant and Soil* **218**: 137-144.

Bonfante, P., Ballestrini, R. y Mendgen, K. 1994. Storage and secretion process in the spore *Gigaspora margarita* Becker & Hall as revealed by high-pressure freezing and freeze-substitution. *New Phytologist* **128**: 93-101.

Borowics, V. A. 2001. Do arbuscular mycorrhizal fungi alter plant-pathogen relations? *Ecology* **82**: 3057-68.

Brundrett, M., Bougher, N., Dell, B., Grove, T. y Malajczuk, N. 1996. Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, Australia.

Brundrett, M.C. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and soil* **320**: 37-77.

Carabias, J. 2007. Reforestación y restauración ecológica en siete ejidos de las márgenes del río Lacantún, al sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules. CBM-M-Natura Mexicana.

Carabias J., Hernández, G. y Meli, P. 2009. Análisis comparativo de la deforestación de los ejidos de Marqués de Comillas, y determinación de corredores biológicos que conecten los fragmentos de selva de los ejidos con la Reserva de la Biosfera Montes Azules. Informe Final de Proyecto. INE-UNAM. 43 pp.

Celedón, H. 2006. Impacto del sistema agrícola de roza, tumba y quema sobre las características de tres unidades de suelo en la selva Lacandona de Chiapas. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.

Chaudhary, V., Lau, M. y Johnson, N. 2008. Macroecology of Microbes-Biogeography of the Glomeromycota. **En:** Varma, A. (Ed.). Mycorrhiza. Springer-Verlag, Berlin, pp. 529-565.

Chazdon, R., Colwell, R., Denslow, S. y Guariguata, M. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forest of northeastern Costa Rica. **En:** Dallmeier, F. y Comiskey, J.A. (Eds.). Forest biodiversity research, monitoring and modeling: conceptual background and old world case studies. Parthenon Publishing Group, Paris. pp. 225-309.

Clapp, J., Young, J., Merryweather, J. y Fitter, A. 1995. Diversity of fungal symbionts in arbuscular mycorrhizas from a natural community. *New Phytologist* **130**: 259-265.

Clark, R.B. 1997. Arbuscular mycorrhizal adaptation, spore germination, root colonization, and host plant growth and mineral acquisition at low pH. *Plant and Soil* **192**: 15-22.

Clarke, K. y Gorley, R. 2001. Primer v5: User manual/tutorial. Primer-E, Plymouth.

Colwell, R. K. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.0. User`s Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates> (Consultada el 29 de Julio del 2013).

Cuenca, G. y Lovera, M. 1992. Vesicular arbuscular mycorrhizae in disturbed and revegetated sites from La Gran Sabana, Venezuela. *Canadian Journal of Botany* **70**: 73-79.

Cuenca, G., De Andrade, Z. y Escalante, G. 1998a. Diversity of Glomalean spores from natural, disturbed and revegetated communities growing on nutrient-poor tropical soils. *Soil Biology and Biochemistry* **30**: 711:719.

Cuenca, G., De Andrade, Z. y Escalante, G. 1998b. Arbuscular mycorrhizae in the rehabilitation of fragile degraded tropical land. *Biology and Fertility of Soils* **26**: 107-111.

Davies, F.T., Potter, J.R. y Linderman, R.G. 1993. Drought resistance of mycorrhizal pepper plants independent of leaf P concentration-response in gas exchange and water relations. *Physiologia Plantarum* **87**: 45-53.

de la Maza, J. y Carabias, J. 2011. USUMACINTA: Bases para una política de sustentabilidad ambiental. Instituto Mexicano de Tecnología del Agua., Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C.

EDIS. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida. Importance of Mycorrhizae for Agricultural Crops. (En línea) disponible en: <http://edis.ifas.ufl.edu/AG116>. 2009.

Egerton-Warburton, L.M. y Allen, E.B. 2000. Shifts in an arbuscular mycorrhizal communities along and anthropogenic nitrogen deposition gradient. *Ecological Applications* **10**: 484-496.

Egerton-Warburton, L.M., Johnson, N.C. y Allen, E.B. 2007. Mycorrhizal community dynamics following nitrogen fertilization: a cross-site test in five grasslands. *Ecological Monographs* **77**: 527-544.

Fitzsimons, M. S., Miller, R.M y Jastrow, J.D. 2008. Scale-depent nich axes of arbuscular Mycorrhizal fungi. *Oecologia* **158**: 117-127.

Gange, A.C. y Brown, V.C. 2002. Actions and interactions of soil invertebrates and arbuscular mycorrhizal fungi in affecting the structure of plant communities. **En:** var der Heijden, M.G.A y Sanders, I.R. (Eds.). *Mycorrhizal Ecology*. Springer, Heidelberg, pp 321-344.

García, E. CONABIO. 1998. "Precipitación total anual". Escala 1: 1000000. México.

García-Amaro, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. México. Instituto de Geografía, UNAM.

García-Gil, J.G. y Lugo, J. 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. **En:** Vásquez-Sánchez, M.A. y Ramos, M.A. (Eds.). *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. Publicación Especial Ecósfera. México. pp. 39-49.

Gerdemann, J. H. y Nicholson, T. H. 1963. Spores of Mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet-sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological Society* **46**: 235-244.

Guadarrama, P. y Álvarez-Sánchez, J. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, México. *Mycorrhiza* **8**: 267-270.

Guadarrama, P., Álvarez-Sánchez, J. y Briones, O. 2004. Seeding growth of two pioneer tropical tree species in competition: The role of arbuscular mycorrhizae. *Euphytica* **138**:1-9.

Guadarrama, P., Camargo-Ricalde, S., Hernández-Cuevas, L. y Castillo-Argüero, S. 2007. Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **81**: 133-139.

Guadarrama, P., Castillo-Argüero, S., Ramos-Zapata, J.A., Camargo-Ricalde, S. y Álvarez-Sánchez, J. 2008. Propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in a secondary dry forest of Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Biology* **56**: 269-277.

Harley, J.L. y Smith, S.E. 1984. Mycorrhizal symbiosis. 2ª impresión. Academic Press, Londres, Gran Bretaña. pp. 4-33.

Hart, M.M. y Reader, R.J. 2004. Do arbuscular mycorrhizal fungi recover from soil disturbance differently? *Tropical Ecology* **45**: 97-111.

Haselwandter, K. 1997. Soil micro-organisms, mycorrhiza and restoration ecology. **En:** Urbanska, K.M., Webb, N.R. y Edwards, P.J. (Eds.). Restoration ecology and sustainable development. Cambridge University Press, Reino Unido. pp. 65-80.

Heinemeyer, A., Ridgway, K.P., Edwards, E.J., Benham, D.G., Young, J.P.W. y Fitter, A.H. 2003. Impact of soil warming and shading on colonization and community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of a native grassland community. *Global Change Biology* **10**: 52-64.

Hernández-Cuevas, L., Castillo-Argüero, S., Guadarrama, P., Martínez-Orea, Y., Romero, M. A. y Sánchez-Gallen, I. 2003. Hongos micorrizógenos arbusculares del Pedregal de San Ángel. Facultad de Ciencias, UNAM. D. F., México.

Herrera-Peraza, R.A., Cuenca, G. y Walker, C. 2001. *Scutellospora crenulata*, a new species of Glomales from La Gran Sabana, Venezuela. *Canadian Journal of Botany* **79**: 674-678.

INEGI. 1981. Carta Fisiográfica. 1:250,000.

INE. 2000. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Montes Azules México. Dirección de Publicaciones de la Dirección Ejecutiva de Participación Social, Enlace y Comunicación, Instituto Nacional de Ecología, México, 256 pp.

- Janos, D. P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* **12**: 56-64.
- Janos, D.P. 1996. Mycorrhizas, succession, and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. **En**: Frankland, J. C., Magan, N. y Gadd, G.M. (Eds.). *Fungi and Environmental Change*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 129-162.
- Jansa, J., Mozafar, A., Anken, T., Ruh, R., Sanders, I.R. y Frossard, E. 2002. Diversity and structure of AMF communities as affected by tillage in a temperate soil. *Mycorrhiza* **12**: 225-234.
- Jasper, D. A. 1994. Management of mycorrhizas in revegetation. **En**: Robson, A.D., Abbott, L.K. y Malajczuk, N. (Eds.). *Management of mycorrhizas in agricultura, horticulture and forestry*. Kluwer Academia Publisher, Holanda. pp. 211-219.
- Johnson, N.C., Zak, D.R., Tilman, D. y Pflieger, F.L. 1991. Dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizae during old field succession. *Oecologia* **86**: 349-358.
- Johnson, N.C., Tilman, D. y Wedin, D. 1992. Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities. *Ecology* **73**: 2034-2042.
- Johnson, N.C. y Wedin, D. 1997. Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland. *Ecological Applications* **7**: 171-182.
- Johnson, N.C., O'Dell, T. y Bledsoe, C.S. 1999. Methods for ecological studies of mycorrhizae. **En**: Robertson, G.P., Coleman, D.C., Bledsoe, C.S. y Phillip, S. (Eds.). *Standard soil methods for long-term ecological research*. Oxford University Press, Estados Unidos. pp. 378-412.
- Kardol, P., Bezemer, T.M. y van der Putten, W.H. 2006. Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters* **9**: 1080-1088.
- Klironomos, J. N., McCune, J., Hart, M. y Neville, J. 2000. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecology Letters* **3**: 137-41.
- Klironomos, J. N. y Hart, M.M. 2002. Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza* **12**: 181-184.
- Koide, R.T. 2000. Functional complementarity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist* **147**: 233-235.
- Korb, J.E., Johnson, N.C. y Covington, W.W. 2004. Slash pile burning effects on soil biotic and chemical properties and plant establishment: recommendations for amelioration. *Restoration Ecology* **12**: 52-62.

Kuhn, G., Hijri, M. y Sanders, I.R. 2001. Evidence for the evolution of multiple genomes in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* **414**: 745-748.

Landis, F. C., Gargas, A. y Givnish, T.J. 2004. Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytologist* **164**: 493-504.

Lovelock, C.E., Anderson, K. y Morton, J.B. 2003. Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment. *Oecologia* **135**: 268-279.

Lovelock, C. E y Ewel, J. J. 2005. Links between tree species, symbiotic fungal diversity and ecosystem functioning in simplified tropical ecosystems. *New Phytologist* **167**: 219-228.

Luna, W. 2009. *Estructura y potencial de inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares en fragmentos de diferentes tamaños de selva alta perennifolia*. Tesis profesional. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Magurran, A.E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell, Science Ltd., Malden, Massachusetts. 256 pp.

Mangan, S.A., Eom, A.H., Adler, G.H., Yavitt, J.B. y Herre, E.A. 2004. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi across a fragmented forest in Panama: insular spore communities differ from mainland communities. *Oecologia* **141**: 687-700.

March, M.I. y Flamenco, S. 1996. Evaluación rápida de la deforestación en las áreas naturales protegidas de Chiapas (1970-1993). ECOSUR, TNC, USAID. 67 pp.

Meharg, A.A. y Cairney, J.W. 1999. Coevolution of mycorrhizal symbionts and their host to metal-contaminated environments. *Advances in Ecological Research* **30**: 70-112.

Montaño, M., Alarcón, A., Camargo-Ricalde, A., Hernández-Cuevas, L., Álvarez-Sánchez, J., González-Chávez, M., Gavito, M., Sánchez-Gallen, I., Ramos-Zapata, J., Guadarrama, P., Maldonado-Mendoza, I., Castillo, S., García-Sánchez, R., Trejo, D. y Ferrera-Cerrato, R. 2012. The research on arbuscular mycorrhiza in Mexico: An historical synthesis and future perspectives. *Symbiosis* **57**: 111-126.

Moorelandecker, E. 1983. Fundamentals of the fungi. 2nd Ed. Prentice Hall, NJ.

Morton, J.B. 1988. Taxonomy of VA micorrhizal fungi: Classification, nomenclature, and identification. *Mycotaxon* **32**: 267-324.

Mosse, B. 1973. Advances in the study of vesicular arbuscular mycorrhiza. *Annual Review of Phytopathology* **11**: 171-196.

Muthukumar, T., Sha, L., Yang, X., Cao, M., Tang, J. y Zheng, Z. 2003. Mycorrhiza of plants in different vegetation types in tropical ecosystems of Xishuangbanna, southwest China. *Mycorrhiza* **13**: 289-297.

Núñez, O. 2006. *Efecto de borde en una selva húmeda tropical: implicaciones en las comunidades de hongos micorrizógenos arbusculares*. Tesis Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Ocampo, J.A. 1986. Vesicular arbuscular Mycorrhizal infection of host and non host plants: effect on the growth responses of the plants and competition between them. *Soil Biology and Biochemistry* **18**: 607-610.

Oehl, F., Sieverding, E., Palenzuela, J., Ineichen, K. y da Silva, A. 2011. Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. *IMA Fungus* **2**: 191-199.

Owen, S.M., Sieg, C.H., Gehring, C.A. y Bowker, M.A. 2009. Above and belowground responses to tree thinning depend on the treatment of tree debris. *Forest Ecology and Management* **259**: 71-80.

Pawlowska, T. E. y Chavart, I. 2002. Influence of edaphic and environmental factors of arbuscular mycorrhizae. **En**: Sharma, A. y Jhori, B. (Eds.). *Arbuscular Mycorrhizae interactions in plants rhizosphere and soils*. Science publishers, Inc., Enfield, NH. EU. pp. 105-134.

Pearson, J., Abbot, L. y Jasper, D. 1993. Mediation of competition between two colonizing VA mycorrhizal fungi by two host plant. *New Phytologist* **123**: 92-98.

Peña-Venega, C.P., Cardona, G.I., Argüelles, 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. *Acta Amazónica* **37**:327-336.

Pennington, T.D. y Sarukhán, J. 2005. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México D.F. Tercera Edición. 523 pp.

Perry, D.A. y Amaranthus, M.P.1990. The plant-soil bootstrap: microorganisms and reclamation of degraded ecosystems. **En**: Berger, J.J. (Ed.). *Environmental Restoration*. Island Press. Estados Unidos. pp. 94-102.

Picone, C. 2000. Diversity and abundance of arbuscular mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* **32**: 734-750.

Pouyú-Rojas, E. y Siqueira, J.O. 2000. Micorriza arbuscular e fertilização do solo no desenvolvimento pós-transplante de mudas de siete espécies florestais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* **35**: 103-114.

Pringle, A., Bever, J.D., Gardes, M., Parrent, J.L., Rillig, M.C. y Klironomos, J.N. 2009. Mycorrhizal symbioses and plant invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **40**: 699-715.

Querejeta, J. I., Egerton-Warburton, L.M. y Allen, M.F. 2003. Direct nocturnal water transfer from oaks to their mycorrhizal symbionts during severe soil drying. *Oecologia* **134**: 55-64.

Ragupathy, S. y Mahadevan, A. 1993. Distribution of vesicular arbuscular mycorrhizae in the plants and rhizosphere soils of the tropical plains, Tamil Nadu, India. *Mycorrhiza* **3**: 123-136.

Ramírez-Gerardo, M., Álvarez-Sánchez, J., Guadarrama, P. y Sánchez-Gallen, I. 1997. Estudio de hongos micorrizógenos arbusculares bajo árboles remanentes en un pastizal tropical. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **61**:15-20.

Redecker, D. 2008. Glomeromycota. Arbuscular mycorrhizal fungi and their relative (s). Version 14 January 2008. <http://tolweb.org/Glomeromycota/28715/2008.01.14> in the Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>.

Redecker, D., Schüßler, A., Stockinger, H., Stürmer, S., Morton, J. y Walker, C. 2013. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular Mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza*. Aceptado.

Renker, C., Heinrichs, J., Kaldorf, M. y Buscot, F. 2003. Combining nested PCR and restriction digest of the internal transcribed spacer region to characterize arbuscular mycorrhizal fungi on roots from the field. *Mycorrhiza* **13**: 191-198.

Requena, N., Pérez-Solís, E., Azcón-Aguilar, C., Jeffries, P. y Barea, J.M. 2001. Management of indigenous plant-microbe symbioses aids Restoration of desertified ecosystems. *Applied and Environmental Microbiology* **67**: 495-498.

Sanders, A. 2003. Preference, specificity and cheating in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Trends in Plant Science* **8**: 143-145.

Sánchez-Gallen, I. 2011. *Análisis de la comunidad de plántulas, en relación con la de hongos micorrizógenos arbusculares, en fragmentos de vegetación remanente de una selva húmeda*. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Sano, S. M., Abbott, L. K. y Solaiman, M. Z. 2002. Influence of living inoculum level and inoculum in plant root systems. *Plant and Soil* **71**: 223-246.

Schenck, N.C. y Pérez, Y. 1990. Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi, 3ª edición. Synergistic Publications, Gainesville, Florida, EU. 241 pp.

Schüßler, A., Schwarzott, D. y Walker, C. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* **105**: 1413-1421.

Schüßler, A. y Walker, C. 2010. The Glomeromycota. A species list with new families and new genera. 56 pp.

Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Wamholtz, G., Rodríguez-Velázquez, A. y Sánchez-Beltrán, S. 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul, southeast Mexico. International Soil Science Society (ISSS-AISSIBG) and Institute of Soil Research/University of Agriculture and Resources Soil degradation and conservation. Vol. II, International Congress on Soil of tropical forest ecosystems. Samariada/Indonesia. pp. 295-301.

Sigüenza, C., Espejel, I. y Allen, E. 1996. Seasonality of mycorrhizae in costal sand dunes of Baja California. *Mycorrhiza* **6** (3): 151-157.

Silva, L.X., Figueiredo, M.V.B., Silva, G.A., Goto, B.T., Oliveira, J.P. y Burity, H.A. 2007. Fungos micorrízicos arbusculares em áreas de plantio de leucena e sabia no Estado de Pernambuco. *Revista Árvore* **31**: 427-435.

Siqueira, J.O., Sylvia, D. M., Gibson, J. y Hubbell, D. H. 1985. Spores, germination and germ tubes of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Microbiology* **31**: 965-972.

Siqueira, J. O., Colozzi-Filho, A. y Oliveira, E. 1989. Ocorrência de micorrizas vesicular- arbusculares em agro e ecossistemas do estado de Minas Gerais. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* **24**: 1499-1506.

Siqueira, J. O., Carneiro, M.A.C., Curi, N., da Silva, R.S.C. y Davide, A.C. 1998. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* **107**: 241-252.

Smith, S.E. y Read, D. J. 2008. Mycorrhizal symbiosis. Academic, San Diego. 785 pp.

Stürmer, S. y Siqueira, J. 2006. Diversity of arbuscular Mycorrhizal fungi in Brazilian ecosystems. **En**: Moreira, F.M.S., Siqueira, J.O. y Brussaard, L. (Eds.). Soil

biodiversity in Amazonian and other Brazilian ecosystems. CABI, Oxfordshire, pp. 206-236.

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

StatSoft, Inc. 2007. Statistica (data analysis software system), version 8. www.statsoft.com.

St. John, T. 1990. Micorrhizal inoculation of container stock for Restoration of self-sufficient vegetation. **En:** Berger, J.J. (Ed.). Environmental restoration. Island Press. Estados Unidos. pp. 103-112.

Souza, R., Maia, L., Sales, M. y Trufem, S. 2003. Diversidad e potencial de infectividade de fungos micorrízicos arbusculares em área de caatinga, na Regia de Xingó, Estado de Alagoas, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* **26**: 46-60.

Suazo, I. 1998. Aspectos ecológicos de la especie invasora *Pterisium aquilinum* (L.) Kuhn (Polypodiaceae) en una selva húmeda de la región de Chajul, Chiapas, México. Tesis de Maestría. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México.

Toledo, A. 2003. Las cuencas de los ríos Grijalva y Usumacinta. **En:** Ríos, costas, mares. Hacia un análisis integrado de las regiones hidrológicas de México. INE-Semarnat, México.

Treseder, K.K. 2004. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist* **164**: 347-355.

Ulloa, M. y Hanlin, R. 2006. Diccionario Ilustrado de Micología. The American Phytopathological Society. 33 pp.

van der Heijden, M.G., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. y Sanders, I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* **396**: 69-72.

van der Heijden, M.G. y Sanders, I. R. 2002. Mycorrhizal ecology. Springer-Verlag. Berlín, Alemania. 471 pp.

van der Voorde, T.F.J., van der Putten, W.H., Gamper, H.A., Hol, W.H.G. y Bezemer, T.M. 2010. Comparing arbuscular mycorrhizal communities of individual plants in a grassland biodiversity experiment. *New Phytologist* **186**: 746-754.

Varela, L. y Vásquez, R. 1989. Incidencia y descripción de dos hongos micorrícicos vesículo-arbusculares aislados de un suelo cultivado con arroz. *Revista Mexicana de Micología* **5**: 233-239.

Varela, L. y Guadarrama, P. 2003. El papel de las micorrizas en los trópicos. **En:** Álvarez-Sánchez, J. y Naranjo-García, E. (Eds.). *Ecología del Suelo en la Selva Tropical Húmeda de México*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa. pp. 274-285.

Varela, L., Trejo, D., Álvarez-Sánchez, J., Barois, I., Amora-Lazcano, E., Guadarrama, P., Lara, L., Olivera, D., Sánchez-Gallén, I., Sangabriel, W. y Zulueta, R. 2009. Land use and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Mexican tropical ecosystems: preliminary results. **En:** Barois, I., Huising, E.J., Okoth, P., Trejo, D. y de los Santos, M. (Eds.). *Below-Ground Biodiversity in Sierra Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico*. Instituto de Ecología, A.C. pp. 99-112.

Varma, A. 1999. Functions and Application of arbuscular mycorrhizal fungi in arid and semi-arid soils. **En:** Varma, A. y Hock, B. (Eds.). *Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology*. 2ª edición. Springer-Verlag, Alemania. pp. 521-556.

Velásquez-Montes, E. 2001. *Pteridium* un género de helechos muy particular. *Ciencias* **64**: 20-21.

Villegas, J. y Fortin, J. A. 2001. Phosphorus solubilization and pH changes as a result of the interactions between soil bacteria and arbuscular Mycorrhizal fungi on a médium containing NH₄ as a nitrogen source. *Canadian Journal of Botany* **79**: 865-870.

Violi, H.A., Barrientos-Priego, A.F., Wright, S.G., Escamilla-Prado, E., Morton, J.B., Menge, J.A. y Lovatt, C.J. 2008. Disturbance changes arbuscular mycorrhizal fungal phenology and soil glomalin concentrations but not fungal spore composition in montane rainforest in Veracruz and Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* **254**: 276-290.

Whitcomb, S. y Stutz, J. 2007. Assessing diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a local community: role of sampling effort and spatial heterogeneity. *Mycorrhiza* **17**(5): 429-437.

Zhang, M. y Wang, Y. 1991. Seven species of VA Mycorrhizal fungi from northern China. *Acta Mycologica Sinica* **11**: 258-267.

Zhang, Y., Gui, L.D. y Liu, R.J. 2004. Survey of arbuscular mycorrhizal fungi in deforested and natural forest land in the subtropical region of Dujiangyan, southwest China. *Plant and Soil* **261**:257-263.

Zhao, Z.W., Wang, G.H. y Yang, L. 2003. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a tropical rainforest of Xishuangbanna, southwest China. *Fungal Diversity* **13**: 233-242.

Zangaro, W., Bononi, V.L.R y Trufen, S.B. 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **16**: 603-622.

Zangaro, W., Nishidate, F. R, Vandresen, J, Andrade, G. y Noguera, M. 2007. Root Mycorrhizal colonization and plant responsiveness are related to root plasticity, soil fertility and successional status of native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **23**: 53-62.

Zangaro, W., Alves, R., Lescano, L. y Ansanelo, A. 2012. Investment in Fine Roots and Arbuscular Mycorrhizal Fungi Decrease during Succession in Three Brazilian Ecosystems. *Biotropica* **44**(2): 141-150.

ANEXO

Separación de esporas. Método modificado de Brundrett *et al.* (1996)

1. Pesar 100 gramos de suelo seco.
2. En un recipiente de un litro se colocan los 100 g de suelo y se adiciona agua de la llave para disolver los agregados, mientras se remueve constantemente con la mano. Se deja reposar aproximadamente durante 10 minutos, debido a que se trata de suelos con una gran cantidad de arcillas.
3. Cuando el suelo está completamente disuelto en el agua se pasa por una serie de tamices de 400 μm , 100 μm y 44 μm de apertura de malla y se agrega agua de la llave para enjuagar cada uno de los tamices teniendo cuidado que el último de ellos no se llene de agua, posteriormente se tendrá la mayor cantidad del suelo en este tamiz.
4. El suelo obtenido por la técnica de tamizado húmedo se reparte en tubos de centrifuga de 50 mL y se agrega agua de la llave para equilibrar a 40 mL.
5. Estos se colocan en una centrifuga y se centrifugan a 3500 rpm por 4'40".
6. Cuando se termina la centrifugación se elimina el sobrenadante de los tubos quedando solamente la pastilla de suelo.
7. Se agrega sacarosa al 40% hasta llenar los tubos a 40 mL y se revuelve para mezclar el suelo y la sacarosa.
8. Se colocan los tubos nuevamente en la centrifuga y se ponen a 3500 rpm por 1'30".
9. Los tubos se retiran de la centrifuga y se recolecta el sobrenadante de cada uno en un tamiz pequeño de 44 μm de apertura de malla. La muestra obtenida se debe lavar varias veces con una pizeta con agua de la llave y después es colocada en una caja de Petri de cinco centímetros de diámetro.

10. Finalmente se separaran las esporas con ayuda de agujas de disección y pipetas Pasteur en un microscopio estereoscópico.
11. Ya que las esporas están separadas se lavan agregando dos gotas de Tween 80 (detergente) y se deja reposar durante un minuto posteriormente se enjuagan con una pizeta con agua de la llave.
12. Finalmente se agrega una solución de cloro al 5% hasta cubrir las esporas, se deja reposar durante 5 minutos y se enjuaga con una pizeta con agua de la llave.
13. Las esporas se montan con PVLG (alcohol polivinílico, agua destilada, ácido láctico y glicerina) y otras en PVLG con Reactivo de Meltzer.
14. Ya montadas en portaobjetos se realiza un squash (rompimiento de esporas) para observar sus paredes y poder llevarse a cabo la identificación.