



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**INFLUENCIA DE LAS VARIABLES ABIÓTICAS DEL SUELO EN LA
DISTRIBUCIÓN Y ASOCIACIÓN MICORRÍZICA DE DOS ESPECIES DE
MANGLE EN LA LAGUNA COSTERA “LA CARBONERA”, CHUBURNÁ,
YUCATÁN.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

THAI KHAN RAMIREZ VIGA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: **DRA. MARÍA PATRICIA GUADARRAMA CHÁVEZ**
FACULTAD DE CIENCIAS
MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR: **DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO**
FACULTAD DE CIENCIAS
DRA. ROSALVA GARCÍA SÁNCHEZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**INFLUENCIA DE LAS VARIABLES ABIÓTICAS DEL SUELO EN LA
DISTRIBUCIÓN Y ASOCIACIÓN MICORRÍZICA DE DOS ESPECIES DE
MANGLE EN LA LAGUNA COSTERA "LA CARBONERA", CHUBURNÁ,
YUCATÁN.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

THAI KHAN RAMIREZ VIGA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: **DRA. MARÍA PATRICIA GUADARRAMA CHÁVEZ**
FACULTAD DE CIENCIAS
MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR: **DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO**
FACULTAD DE CIENCIAS
DRA. ROSALVA GARCÍA SÁNCHEZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2015



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/190/15

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **22 de septiembre de 2014** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **RAMÍREZ VIGA THAI KHAN** con número de cuenta **513014521** con la tesis titulada **"Influencia de las variables abióticas del suelo en la distribución y asociación micorrizica de dos especies de mangle en la laguna costera "La Carbonera", Chuburná, Yucatán"**, realizada bajo la dirección del (la) **DRA. MARÍA PATRICIA GUADARRAMA CHÁVEZ**:

Presidente: DR. JUAN SERVANDO NÚÑEZ FARFÁN
Vocal: DRA. IRENE SÁNCHEZ GALLÉN
Secretario: DRA. SILVIA CASTILLO ARGÜERO
Suplente: DR. HÉCTOR ESTRADA MEDINA
Suplente: DRA. ROSALVA GARCÍA SÁNCHEZ

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 23 de marzo de 2015

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/grf*



Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México

Al Posgrado en Ciencias Biológicas.

Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado por la beca recibida, que me permitió realizar una estancia de investigación con la M. en C. Laura Verónica Hernández Cuevas, en la Universidad Autónoma de Tlaxcala, 11 al 30 de noviembre de 2013.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca brindada durante mis estudios de maestría.

Al proyecto CONABIO JF078 titulado **Diversidad vegetal y fúngica del sistema lagunar de la Carbonera, Reserva Estatal de Ciénagas y Manglares de la costa norte de Yucatán**, al proyecto PAPIIME PE204012 titulado **Enseñanza de las metodologías para establecer las bases ecológicas de la restauración y conservación de humedales costeros** y al proyecto PROMEP 103.5/12/2117 titulado **Estudio de la biodiversidad y las interacciones bióticas para la conservación y restauración de la vegetación**, por el apoyo financiero para realizar este trabajo.

También a los proyectos PAPIIT (IN213012 & IN219515), PAPIIME (PE204012), PROMEP (103.5/12/2122), FOMIX-Yucatan (103229), por el apoyo financiero para realizar este trabajo.

A la Dra. Rosalva García Sánchez, por el apoyo económico para asistir al III Congreso Mexicano de Ecosistemas de manglar (24-27 de septiembre de 2014), donde realicé la presentación oral del trabajo titulado: “Perspectivas en el estudio de la asociación micorrízica arbuscular en los manglares de La Carbonera, Chuburná, Yucatán”

A la Dra. María Patricia Guadarrama Chávez, por su asesoría como tutora principal. Este proyecto no hubiera sido posible sin ella.

A la Dra. Silvia Castillo Argüero y a la Dra. Rosalva García Sánchez, por su asesoría como miembros de mi comité tutorial.

A mis sinodales, Dr. Juan Servando Núñez Farfán, Dr. Héctor Estrada Medina, Dra. Silvia Castillo Argüero, Dra. Rosalva García Sánchez y Dra. Irene Sánchez Gallén, cuyos comentarios contribuyeron enormemente a este trabajo.

Al Dr. José Alberto Ramos Zapata, por su apoyo en el trabajo de campo y con espacio y material para el procesamiento de las muestras.

Al Dr. Francisco Xavier Chiappa Carrara, por su apoyo en el trabajo de campo.

Al Dr. Héctor Estrada, por su apoyo con el procesamiento y análisis del suelo y por su asesoría.

A la M. en C. Laura Verónica Hernández Cuevas y por aceptarme en estancia de investigación y por su apoyo con la identificación de los HMA.

A la Dra. Irene Sánchez Gallén por su apoyo con instalaciones y equipo para el procesamiento de las muestras y por su asesoría.

A los técnicos: M. en C. Maribel Badillo Alemán, M. en C. Alfredo Gallardo Torres, Dr. Luis Higinio Salinas Peba y a la M. en C. Yuriana Martínez Orea, por su apoyo en el trabajo de campo y de laboratorio.

Agradecimientos a título personal

A mis padres, a mis tíos Dolores y Rodrigo, a Quetzalcóatl y a Jahzeel por su amor y apoyo incondicional.

A Patricia Guadarrama, por su amistad y por su apoyo, sin ella este proyecto no hubiera sido posible.

A Silvia Castillo y Rosalva García, por su cariño y por su dedicación a este proyecto.

A José Ramos, por su disposición y su amistad.

A Laura Hernández por su amistad y por contribuir a mi formación académica al compartir sus conocimientos conmigo.

A los integrantes del grupo de dinámica de comunidades y el de ecología del suelo, por hacerme sentir siempre bienvenida.

A mis compañeros, que me apoyaron en campo y en laboratorio: Uriel Solís, Diana Fabián, Vanessa Hernández, Rommel Moo, Luis Salinas, Nicolás Salinas, Denis Marrufo y Gabriela Santibañez.

Dedicatoria

A mi madre, siempre presente, siempre con todo el amor, el apoyo y las palabras de ánimo adecuadas en los momentos precisos. Gracias.

INDICE

ÍNDICE DE FIGURAS	VIII
ÍNDICE DE CUADROS	IX
RESUMEN	11
ABSTRACT	13
INTRODUCCIÓN GENERAL	15
OBJETIVO GENERAL	17
OBJETIVOS PARTICULARES POR CAPÍTULO	17
ÁREA DE ESTUDIO	18
OBJETO DE ESTUDIO	21
<i>Avicennia germinans (L.) L.</i>	21
<i>Conocarpus erectus L.</i>	22
LITERATURA CITADA	24
CAPÍTULO I. CARACTERIZACIÓN ABIÓTICA DE COMUNIDADES DE <i>CONOCARPUS ERECTUS</i> Y <i>AVICENNIA GERMINANS</i> EN LA LAGUNA COSTERA “LA CARBONERA, YUCATÁN, MÉXICO”	29
I.1. ANTECEDENTES	29
I.1.1. ECOSISTEMAS DE MANGLAR	29
I.1.2. FACTORES EDÁFICOS EN LOS ECOSISTEMAS DE MANGLAR	30
I.1.3. ZONACIÓN DE LAS ESPECIES DE MANGLAR	34
<i>I.1.3.1. Zonas de establecimiento de Avicennia germinans</i>	36
<i>I.1.3.2. Zonas de establecimiento de Conocarpus erectus</i>	36
I.2. OBJETIVO	38
I.3. HIPÓTESIS	38
I.4. MATERIALES Y MÉTODOS	39
I.4.1. MUESTREO Y ANÁLISIS DE SUELO	39
I.4.2. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	39
I.5. RESULTADOS	40
I.6. DISCUSIÓN	47
I.6.1. <i>AVICENNIA GERMINANS</i> EN ISLA Y TIERRA ADENTRO	49
I.6.2. <i>CONOCARPUS ERECTUS</i>	51
I.7. CONCLUSIONES	53
I.8. LITERATURA CITADA	54
CAPÍTULO 2. ASOCIACIÓN MICORRIZICA ARBUSCULAR DE <i>CONOCARPUS ERECTUS</i> Y <i>AVICENNIA GERMINANS</i> EN LA LAGUNA COSTERA “LA CARBONERA”, YUCATÁN, MÉXICO	59
II.1. ANTECEDENTES	59
II.1.1. INTERACCIÓN MICORRÍZICA	59
II.1.2. MICORRIZA ARBUSCULAR	59
<i>II.1.2.1 Estructuras y propágulos de los hongos micorrizógenos arbusculares</i>	60
<i>II.1.2.2. Especies de hongos micorrizógenos arbusculares</i>	61
<i>II.1.2.3. Variación estacional</i>	61
II.1.3. ASOCIACIÓN MICORRÍZICA ARBUSCULAR EN ECOSISTEMAS DE MANGLAR	62

II.2. OBJETIVOS.....	64
II. 3. HIPÓTESIS	64
II.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	65
II.4.1. COLECTA DE SUELO Y RAÍCES.....	65
II.4.2. SUELO RIZOSFÉRICO.....	65
II.4.2.1. <i>Propagación de esporas en cultivo multiespecífico</i>	65
II.4.2.2 <i>Extracción de esporas</i>	66
II.4.2.3. <i>Identificación de las especies de HMA</i>	66
II.4.2.4 <i>Riqueza, composición y frecuencia relativa de especies de HMA</i>	67
II.4.2.5. <i>Densidad de esporas</i>	67
II.4.3. RAÍCES.....	68
II.4.3.1. <i>Tinción de raíces</i>	68
II.4.3.2. <i>Cuantificación del porcentaje de colonización micorrízica arbuscular</i>	68
II.4.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	68
II.5. RESULTADOS	69
II.5.1. COMPOSICIÓN Y FRECUENCIA RELATIVA DE ESPECIES DE HMA	69
II.5.2. RIQUEZA DE ESPECIES DE HMA.....	69
II.5.3. DENSIDAD DE ESPORAS DE HMA	72
II.5.4. PORCENTAJE DE COLONIZACIÓN MICORRÍZICA ARBUSCULAR.....	72
II.6. DISCUSIÓN.....	76
II.6.1. COMPOSICIÓN Y FRECUENCIA RELATIVA DE ESPECIES DE HMA	76
II.6.2. RIQUEZA DE ESPECIES DE HMA.....	77
II.6.3. PORCENTAJE DE COLONIZACIÓN Y DENSIDAD DE ESPORAS DE HMA.....	78
II.7. CONCLUSIONES	81
II.8. LITERATURA CITADA.....	82
CAPÍTULO 3. INTEGRACIÓN DE LAS VARIABLES EDÁFICAS Y LOS HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES EN COMUNIDADES DE <i>CONOCARPUS ERECTUS</i> Y <i>AVICENNIA GERMINANS</i> EN LA LAGUNA COSTERA “LA CARBONERA, YUCATÁN, MÉXICO”	89
III.1. ANTECEDENTES.....	89
III.2. OBJETIVO.....	91
III.3. HIPÓTESIS.....	91
III.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	92
III.4.1. ANÁLISIS DE CORRESPONDENCIA CANÓNICA	92
III.4.2. MODELO DE ECUACIONES ESTRUCTURALES	92
III.4.2.1. <i>Índices de bondad de ajuste utilizados en la comparación de modelos alternativos</i>	93
III.5. RESULTADOS.....	95
III.5.1. ANÁLISIS DE CORRESPONDENCIA CANÓNICA	95
III.5.2. MODELOS DE ECUACIONES ESTRUCTURALES	101
III.5.2.1 <i>Modelo de ecuaciones estructurales para la unidad de muestreo isla de A. germinans</i>	102
III.5.2.2. <i>Modelo de ecuaciones estructurales para la unidad de muestreo A. germinans tierra adentro</i>	104
III.5.2.3. <i>Modelo de ecuaciones estructurales para la unidad de muestreo C. erectus tierra adentro</i>	107

III.6. DISCUSIÓN.....	110
III.6.1. ISLA DE <i>A. GERMINANS</i>	110
III.6.2. <i>A. GERMINANS</i> TIERRA ADENTRO	111
III.6.3. <i>C. ERECTUS</i> TIERRA ADENTRO.....	113
III.7. CONCLUSIONES.....	114
III. 8. LITERATURA CITADA.....	115
CONCLUSIONES GENERALES.....	121
PERSPECTIVAS DEL ESTUDIO.....	123
ANEXOS	124

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de la laguna costera “La Carbonera”, Chuburná, Yucatán, México. Tomado de Google earth (2014).....	18
Figura 2. Mapa de la laguna costera “La Carbonera”.....	20
Figura 3. Distribución de los individuos de <i>A. germinans</i> en la unidad “Isla de <i>A. germinans</i> ”.....	20
Figura 4. Distribución de los individuos de <i>A. germinans</i> y <i>C. erectus</i> en las unidades tierra adentro.....	21
Figura I.5.1. Ordenación obtenida del Análisis de Componentes Principales de las variables edáficas (representadas con flechas) analizadas en las tres unidades de muestreo.....	45
Figura I.5.2. Ordenación obtenida del Análisis de Componentes Principales de las variables edáficas (representadas con flechas) analizadas en las tres unidades de muestreo; distribución de los datos dentro del grupo de tierra adentro.....	46
Figura II.5.1. Gráfico del análisis de clasificación de la composición de especies de HMA en las unidades de estudio y matriz de presencia y ausencia de las mismas.....	71
Figura II.5.2. Gráfico del análisis de clasificación para la riqueza de especies de HMA.....	71
Figura III.5.1. Diagrama de ordenación obtenido del análisis de correspondencia canónica de las variables fúngicas en la unidad “isla de <i>A. germinans</i> ”, con respecto a las variables edáficas.....	95
Figura III.5.2. Diagrama de ordenación obtenido del análisis de correspondencia canónica de las variables fúngicas en la unidad “ <i>A. germinans</i> tierra adentro”, con respecto a las variables edáficas.....	97
Figura III.5.3. Diagrama de ordenación obtenido del análisis de correspondencia canónica de las variables fúngicas en la unidad “ <i>C. erectus</i> tierra adentro”....	99
Figura III.5.4. Modelo de la unidad de muestreo “isla de <i>A. germinans</i> ”.....	102
Figura III.5.5. (a) modelo inicial y (b) modelo ajustado, para la unidad de muestreo <i>A. germinans</i> tierra adentro.....	104
Figura III.5.6. (a) modelo inicial y (b) modelo ajustado, para la unidad de muestreo <i>C. erectus</i> tierra adentro.....	107

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro I.5.1. Comparación de los valores promedio de las variables evaluadas en suelo rizosférico de <i>A. germinans</i> y <i>C. erectus</i>	41
Cuadro I.5.2. Estadísticos de contraste de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables edáficas en cada temporada de muestreo, entre unidades de colecta.....	42
Cuadro I.5.3. Estadísticos de contraste de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables edáficas en cada sitio, entre la temporada de lluvias y la de sequía.....	43
Cuadro I.5.4. Eigenvalores y porcentaje de variación explicado por el análisis de componentes principales y las correlaciones de Pearson entre las variables ambientales y los tres ejes canónicos.....	45
Cuadro II.5.1. Listado de especies de HMA registradas en la rizósfera de <i>A. germinans</i> y <i>C. erectus</i> y su frecuencia relativa en las unidades de estudio.....	70
Cuadro II.5.2. Valores promedio del porcentaje de colonización total y por estructura fúngica cuantificado en las raíces y de la densidad de esporas en la rizósfera. .	73
Cuadro II.5.3. Estadísticos de contraste de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables de colonización y densidad de esporas de HMA en cada temporada de muestreo, entre unidades de colecta.....	74
Cuadro II.5.4. Estadísticos de contraste de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables de colonización y densidad de esporas de HMA en cada sitio, entre la temporada de lluvias y la de sequía.	75
Cuadro II.5.5. Resumen del análisis de varianza de un factor. Comparación de la colonización micorrízica arbuscular total, por hifas y por esporas en la unidad <i>C. erectus</i> tierra adentro, entre la temporada de lluvias y la de sequía.....	75
Cuadro II.6.1. Especies de HMA registradas en La Carbonera que han sido reportadas en otros ecosistemas de manglar.	76
Cuadro III.5.1. Eigenvalores y porcentaje de variación explicado por el análisis de correspondencia canónica de la unidad “isla de <i>A. germinans</i> ”, con las correlaciones de Pearson entre las variables ambientales y los tres ejes canónicos.....	96
Cuadro III.5.2. Eigenvalores y porcentaje de variación explicado por el análisis de correspondencia canónica de la unidad “ <i>A. germinans</i> tierra adentro”, con las correlaciones de Pearson entre las variables ambientales y los tres ejes canónicos.....	98
Cuadro III.5.3. Eigenvalores y porcentaje de variación explicado por el análisis de correspondencia canónica de la unidad “ <i>C. erectus</i> tierra adentro”, con las correlaciones de Pearson entre las variables ambientales y los tres ejes canónicos.....	100
Cuadro III.5.4. Cuadro comparativo de los índices de bondad de ajuste para los modelos iniciales y los alternativos para cada una de las unidades de muestreo.	101
Cuadro III.5.5. Efectos hipotéticos y observados de las variables en el modelo isla de <i>A. germinans</i>	103
Cuadro III.5.6. Efectos hipotéticos y observados de las variables en el modelo de <i>A. germinans</i> tierra adentro.	105

Cuadro III.5.7. Efectos hipotéticos y observados estandarizados de las variables en el modelo <i>C. erectus</i> tierra adentro.	108
Cuadro A.1. Rangos de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables edáficas en cada temporada de muestreo, entre unidades de colecta	124
Cuadro A.2. Rangos de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables edáficas en cada sitio, entre la temporada de lluvias y la de sequía.	125
Cuadro A.3. Rangos de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables de colonización y densidad de esporas de HMA en cada temporada de muestreo, entre unidades de colecta.	126
Cuadro A.4. Rangos de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables de colonización y densidad de esporas de HMA en cada sitio, entre la temporada de lluvias y la de sequía.	127
Cuadro A.5. Fotografías de las especies de HMA registradas en la rizósfera de <i>A. germinans</i> y <i>C. erectus</i> . La escala en las imágenes equivale a 50 μ m. Muestras resguardadas en el herbario del Centro de investigación científica biológica de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.....	128

INFLUENCIA DE LAS VARIABLES ABIÓTICAS DEL SUELO EN LA DISTRIBUCIÓN Y ASOCIACIÓN MICORRÍZICA DE DOS ESPECIES DE MANGLE EN LA LAGUNA COSTERA “LA CARBONERA”, CHUBURNÁ, YUCATÁN

RESUMEN

Los mangles son capaces de formar asociaciones micorrízicas arbusculares, beneficiándose de la facilitación de adquisición de nutrimentos e incremento de tolerancia a la salinidad que estos hongos promueven. La dinámica y el papel de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en los ecosistemas de manglar han sido poco estudiados. Para comprender el papel de la asociación micorrízica arbuscular en estos ecosistemas y manejarla con fines de reforestación, es necesario conocer bajo qué condiciones se presenta la asociación micorrízica y cuáles son los factores que determinan su variación.

El trabajo de tesis está estructurado en tres capítulos: (1) Caracterización abiótica de comunidades de *Conocarpus erectus* y *Avicennia germinans* en la laguna costera La Carbonera, Yucatán, México, (2) Asociación micorrízica arbuscular de *Conocarpus erectus* y *Avicennia germinans* de la laguna costera La Carbonera, (3) Integración de las variables edáficas y la micorriza arbuscular en comunidades de *Conocarpus erectus* y *Avicennia germinans* en la laguna costera La Carbonera.

El objetivo de este estudio fue determinar las variables edáficas más correlacionadas con la presencia de *Conocarpus erectus* y de *Avicennia germinans* y el efecto de tales variables sobre la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en estos manglares de la laguna costera “La Carbonera”. Para ello se colectó suelo y raíces de las dos especies de manglar en tres unidades de estudio (unidad isla de *A. germinans*, unidad *A. germinans* tierra adentro y unidad *C. erectus* tierra adentro) de la laguna costera La Carbonera, ubicada en el estado de Yucatán, México. Se realizaron dos colectas: una en la temporada de lluvias y otra en la temporada de sequía. Con las muestras de suelo se evaluaron las siguientes variables edáficas: textura, contenido de materia orgánica, densidad real, contenido de humedad, pH, potencial redox, conductividad eléctrica, contenido de nitrógeno total, nitrato, amonio, fósforo disponible y potasio disponible; y se evaluó la densidad de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares totales y potencialmente viables así como la riqueza, frecuencia relativa y composición de especies de éstos. Con las raíces colectadas se evaluó el porcentaje de colonización micorrízica arbuscular.

La normalidad de los datos de todas las variables fue evaluada y se compararon las unidades de muestreo y las temporadas de colecta en búsqueda de diferencias (excepto la riqueza, composición y frecuencia relativa de especies de HMA). Con las variables del suelo se elaboró un análisis de componentes principales para elucidar su correlación con la presencia de *C. erectus* y de *A. germinans* en las unidades estudiadas. Se llevaron a cabo análisis de agrupamiento con las variables edáficas y los valores de riqueza y composición de especies de HMA. Posteriormente se elaboraron análisis de correspondencia canónica con las variables ambientales y las variables fúngicas de porcentaje de colonización micorrízica arbuscular, densidad de esporas potencialmente viables y riqueza de especies de HMA, para determinar cuáles eran las variables edáficas que más explicaban la variación de las variables fúngicas en cada unidad. Finalmente, se elaboraron modelos de ecuaciones estructurales para elucidar la red de interacciones suelo-HMA.

La presencia de *C. erectus*, en contraste con la de *A. germinans* se encontró correlacionada con una textura del suelo más gruesa, menor contenido de humedad y por tanto un ambiente oxidado y menor concentración de potasio, fósforo, nitrógeno y contenido de materia orgánica. Con respecto al medio edáfico, las unidades tierra adentro son más similares entre si y más diferentes de la unidad de isla de *A. germinans* estudiada.

Se registraron un total de 16 especies de hongos micorrizógenos arbusculares en la rizósfera de *A. germinans* y *C. erectus*, pertenecientes a 10 géneros y 5 familias. Las especies más frecuentes, presentes en todos los sitios y en ambas temporadas de colecta, fueron *Claroideoglosum etunicatum* y *Funneliformis geosporus*. *Glomus hyderabadensis* y *Gigaspora candida* representan nuevos registros para México. Todas las especies de HMA reportadas en este estudio, a excepción de *Glomus mosseae* y *F. geosporus*, representan nuevos registros para el estado de Yucatán.

La composición y frecuencia relativa de especies de HMA fueron distintas entre las unidades de *A. germinans* y la de *C. erectus*. La riqueza y composición de especies de HMA presentaron variación entre las temporadas de colecta. El porcentaje de colonización y la densidad de esporas no presentaron diferencias significativas entre temporadas de colecta.

En comparación con los sitios donde se establece *Avicennia*, los sitios de *Conocarpus* son más favorables para el desarrollo de los HMA, debido a las condiciones edáficas y posiblemente a la mayor riqueza de especies de plantas.

De acuerdo con los modelos de ecuaciones estructurales generados, el porcentaje de colonización micorrízica arbuscular, la densidad de esporas y la riqueza de especies de HMA se encuentran influenciadas por las variables edáficas examinadas, pero existe un porcentaje de variación que no fue explicado por los modelos. Este porcentaje de variación puede estar asociado a factores tales como la riqueza de especies vegetales en los manglares y la identidad y fenología de los hospederos.

ABSTRACT

Mangrove species are capable of forming arbuscular mycorrhizal associations, benefitting by nutrient acquisition facilitation and the salinity tolerance improvement that those fungi promote. The arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) role and dynamics in mangrove ecosystems have been poorly studied. In order to understand this and manage them for reforestation purposes, it is necessary to assess which are the conditions where this fungi develops and which factors determine their variation.

This thesis is structured in three chapters: (1) Abiotic characterization of *Conocarpus erectus* and *Avicennia germinans* communities in the coastal lagoon La Carbonera, Yucatán, México, (2) *Conocarpus erectus* and *Avicennia germinans* arbuscular mycorrhizal association in the coastal lagoon La Carbonera, Yucatán, México, y (3) Edaphic variables and the arbuscular mycorrhizal fungi integration in *Conocarpus erectus* and *Avicennia germinans* communities in the coastal lagoon La Carbonera, Yucatán, México.

The objective of this study was to determine the edaphic variables that are more correlated with *C. erectus* and *A. germinans* presence and those variables effect on the AMF community in this coastal lagoon mangroves from La Carbonera. To do so, soil and roots were collected from the two mangrove species in three study units (*A. germinans* island unit, *A. germinans* inland and *C. erectus* inland) in the coastal lagoon La Carbonera, located in Yucatán, México. The data were collected in two seasons: rainy season and drought season. With the soil samples, a number of edaphic variables were evaluated: soil texture, organic matter content, real density, humidity content, pH, redox potential, electric conductivity, total nitrogen content, nitrate and amonium, available phosphorus and available potassium; arbuscular mycorrhizal fungi total and potentially viable spore density were quantified; also, arbuscular mycorrhizal species richness, relative frequency and composition were evaluated. Arbuscular mycorrhizal colonization percentage was quantified in the collected roots.

All variables were evaluated for normality, and units and seasons were compared searching for differences (except for AMF species richness, relative frequency and composition). With the edaphic variables, a principal component analysis was performed in order to elucidate to which variables was the presence of *C. erectus* and *A. germinans* correlated in the studied units. Cluster analyses were performed for AMF species richness and composition. Subsequently, canonical correspondence analysis were performed with the edaphic variables and the fungal variables: percentage of arbuscular mycorrhizal colonization, total and potentially viable spore density and AMF species richness, in order to identify which edaphic variables explained the variation of the fungal variables in each unit. Finally, structural equation models were elaborated to elucidate the interaction soil-AMF network.

C. erectus presence, in contrast with that of *A. germinans*, was correlated with a coarser soil texture, less humidity content and consequently an oxidated environment and less available potassium, available phosphorus, total nitrogen and organic matter content. In regard to the edaphic environment, inland units are more alike, and more different from the studied *A. germinans* island unit.

16 AMF species were registered in the *A. germinans* and *C. erectus* rhizosphere, belonging to 10 genera and 5 families. The more frequent species, found in all units and both seasons, were *Claroideoglossum etunicatum* and *Funneliformis geosporus*. *Glomus hyderabadensis* and *Gigaspora candida* are new records to México. All

AMF reported in this study, with the exception of *Glomus mosseae* y *F. geosporus*, are new records for Yucatán.

AMF species relative frequency and composition were distinct between *A. germinans* and *C. erectus* units. AMF species composition and richness were distinct between the seasons. Colonization percentage and spore density did not vary between the seasons.

In contrast with the sites where *Avicennia* is established, *Conocarpus* sites are more favorable for the AMF development, this due to the edaphic conditions and to the greater plant richness.

According with the generated structural equation models, the colonization percentage, spore density and species richness of AMF, are influenced by the tested edaphic variables, but does exist a percentage of variation that were not explained for the models. This percentage of variation may be associated to factors such as plant species richness in the mangroves and host identity and phenology.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los manglares son humedales conformados por especies arbóreas que viven en ambientes salinos, con escaso o nulo estrato herbáceo. Su ubicación se limita a la zona intermareal, en las costas tropicales y subtropicales (Moreno-Casasola et al. 2006). Son de gran importancia ecológica debido a la producción primaria y secundaria que generan. Son considerados sistemas naturales de control y barrera contra inundaciones e intrusión salina, regulación de la erosión, protección a la costa de huracanes, mantenimiento de los procesos de acreción, sedimentación y formación de turba, además de fungir como filtro biológico (por remoción de nutrimentos y toxinas) (Agraz-Hernández et al. 2006; Feller y Sitnik, 1996) y sostener una compleja red trófica (Botello et al. 2010). Estos ecosistemas se hallan fuertemente amenazados por la actividad del hombre, ya sea por extracción, por contaminación o por cambios en el clima (Kathiresan y Bingham 2001; Moore 2006).

Estos ecosistemas se hallan asociados (entre otros sistemas acuáticos) a lagunas costeras, que por sus características hidrológicas y ecológicas, son sitios muy importantes en México desde la perspectiva de la biodiversidad y son clasificadas, junto con las marismas y los arrecifes coralinos, como los ecosistemas acuáticos más sensibles a las modificaciones de su entorno (Contreras y Castañeda 2004). El conocimiento de la vegetación acuática y subacuática de México es fragmentario y en grandes áreas ésta no se ha estudiado en absoluto (Rzedowski 2006).

La presencia o ausencia de las diferentes especies de manglar depende principalmente de la elevación del terreno con respecto al nivel del mar, la composición del sustrato y la hidrología de los sitios, que determinan las zonas a las que los propágulos de las distintas especies son capaces de llegar y en cuáles son capaces de establecerse y sobrevivir (Odum et al. 1985). La composición, la estructura y el funcionamiento del manglar dependen de la combinación de un conjunto de factores abióticos (físicos y químicos) y bióticos (herbivoría, descomposición de la materia orgánica, asociaciones simbióticas, etc.) que actúan e interactúan a diferentes escalas espaciales y temporales. Entre los factores abióticos encontramos a la salinidad, asociada con el clima y la hidrología del sitio, el pH, la concentración de nutrimentos la forma del terreno y el tipo de sustrato (Duke et al. 1998; Kathiresan y Bingham 2001; Moreno-Casasola et al. 2006). Tales factores pueden variar espacialmente y de manera estacional (Yates et al. 2002; Vázquez-Piqué et al. 2008), tales factores operando de manera sinérgica y antagonista a diferentes escalas espaciales y temporales sobre la distribución del manglar (Alongi 2008). La salinidad, los nutrimentos, el potencial redox y la textura del suelo varían a lo largo de la zona intersticial, encontrándose sus gradientes a menudo correlacionados (Feller y Sitnik 1996).

Entre los factores bióticos que podrían influenciar el funcionamiento de los manglares se encuentra la asociación micorrízica arbuscular. Las dinámicas y el papel de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) han sido descritos en los ecosistemas terrestres, sin embargo se conoce poco acerca de cómo se relacionan las dinámicas de los HMA con la ecología de los humedales y en particular de los manglares (Bohrer et al. 2004). Se ha registrado que los manglares, al establecer la asociación, incrementan su biomasa a través de la movilización de fósforo por parte del hongo (Wang et al. 2010) y a la tolerancia a la salinidad elevada que promueven (D'Souza y Felinov 2013b). Al igual que las especies de manglar con las que se asocian, los HMA se encuentran (con intervalos de tolerancia específicos e

intraespecíficos; Stalhl y Christensen 1991) bajo la influencia de las condiciones interdependientes del suelo (Sharma y Johri 2002).

Las plantas, el suelo y los factores climáticos se encuentran relacionados con el desarrollo de los HMA y ejercen efectos variados en el establecimiento de la asociación micorrízica y su eficiencia. Se ha encontrado un efecto significativo de los factores edáficos y de los niveles de nutrimentos en las plantas, sobre la formación y función de la micorriza arbuscular en los ecosistemas naturales (Ghorbani et al. 2012). Tales efectos son positivos o negativos de acuerdo al factor del que se trate, la concentración en el suelo o los tejidos de la planta y la interacción de éste con otras variables edáficas. También se ha encontrado que la suma de tales factores (acciones combinadas), en algunos casos, modifica las respuestas de la micorrización (Carrenho et al. 2007), por ejemplo, la colonización micorrízica arbuscular en las plantas de humedal puede ser particularmente dependiente de la interacción entre la fenología de la planta y el contenido de humedad del suelo (Miller 2000).

El entendimiento de la influencia de tales factores sobre los HMA puede apoyar a los proyectos de conservación de las áreas naturales y la recuperación de las ya perturbadas, así como a las prácticas de manejo en áreas agrícolas y boscosas (Carrenho et al. 2007; Ghorbani et al. 2012). Comprender los factores que controlan el desarrollo de los HMA (Verbruggen et al. 2012) y la función de la micorriza, es un requisito para manejarlas eficazmente (Johnson et al. 2006). Es importante identificar el potencial de los HMA para uso en reforestación utilizando especies de hongos nativas en hábitats de manglar (D'Souza y Felinov 2013a). Tal como menciona Ball (1988), es necesario desarrollar prácticas de manejo basadas en un entendimiento funcional de los procesos físicos y biológicos subyacentes en las dinámicas de los ecosistemas de manglar; tales procesos biológicos incluyen las bases biológicas de las interacciones entre especies y sus respuestas a los factores ambientales. Comprender tales procesos es esencial para el desarrollo de un modelaje más comprensivo y predictivo de las dinámicas ecosistémicas de los manglares de lo que ha sido posible hasta ahora (Ball 1988).

Existen pocos estudios a nivel mundial que abordan el tema de la asociación micorrízica arbuscular en ecosistemas de manglar (Sengupta y Chaudhuri 2002; Kumar y Ghose 2008; Wang et al. 2010; Wang et al. 2011; D'Souza y Felinov 2013a; D'Souza y Felinov 2013b) y en México ninguno publicado. En la costa de Yucatán se han elaborado dos estudios al respecto, que no han sido publicados (Echeverría 2006; Ramírez-Viga 2011). El presente trabajo aporta elementos para incrementar nuestra comprensión del comportamiento de la asociación micorrízica arbuscular, en los ecosistemas de manglar en México. Con este estudio se pretende mejorar la comprensión que tenemos acerca de las relaciones del medio edáfico con la presencia de *Avicennia germinas* y *Conocarpus erectus* y con los HMA que se hallan en los manglares de Yucatán.

OBJETIVO GENERAL

Determinar las variables edáficas más correlacionadas con la presencia de *Conocarpus erectus* y de *Avicennia germinans* y analizar el efecto de tales variables sobre la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares hallada en los manglares de la laguna costera La Carbonera.

OBJETIVOS PARTICULARES POR CAPÍTULO

Capítulo 1:

1. Determinar las variables edáficas correlacionadas con la presencia de *A. germinans* y de *C. erectus* en los sitios de estudio y la variación estacional de las mismas en temporada de lluvias y de sequía.

Capítulo 2:

2. Cuantificar la riqueza, composición y frecuencia relativa de especies de hongos micorrizógenos arbusculares en la rizósfera de *A. germinans* y *C. erectus* en temporada de lluvias y de sequía.
3. Evaluar la densidad de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en la rizósfera de *A. germinans* y *C. erectus* y el grado de colonización micorrízica arbuscular en sus raíces, en temporada de lluvias y de sequía.

Capítulo 3:

1. Determinar las variables edáficas que influyen el porcentaje de colonización micorrízica arbuscular, la densidad de esporas potencialmente viables y la riqueza de especies de hongos micorrizógenos arbusculares presentes en la rizósfera de *A. germinans* y *C. erectus* de la laguna costera “La Carbonera”.

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en el sistema lagunar “La Carbonera”, el cual forma parte de la “Reserva estatal de ciénegas y manglares de la costa norte de Yucatán”, decretada en el año 2010 y ubicada en los municipios de Hunucmá, Ucú, Progreso, Ixil, Motul, Dzemul, Telchac Puerto, Sinanché, Yobaín, Dzidzantún y Dzilam de Bravo del estado de Yucatán, con una superficie total de 54,776.726 hectáreas (Diario oficial 2010).

“La Carbonera” se localiza en el límite costero entre Chuburná y Sisal (Fig.1), en el estado de Yucatán. Es un cuerpo lagunar formado en 1988 por el arrastre de agua sobre el litoral durante el Huracán Gilberto; posteriormente, tras el impacto del huracán Isidoro en 2002, el cordón litoral se disolvió y se formó el paso de acceso del agua. Actualmente se está formando una isla de barrera en el área del cordón litoral, la cual está siendo colonizada por especies vegetales conforme se acumula sustrato (Carmona et al. 2013).



Figura 1. Ubicación de la laguna costera “La Carbonera”, Chuburná, Yucatán, México. Tomado de Google earth (2014).

Las comunidades de manglar de la laguna costera “La Carbonera” estudiadas son de tipo ombrotópico (no poseen aportes de agua dulce de cuerpos de agua superficiales; Moore 2006). Dada la naturaleza cárstica de la península y su relieve sobre el nivel del mar (de 0 a 210 msnm; INEGI 2010; INEGI 2012), la costa del estado de Yucatán no cuenta con escurrimientos de agua superficiales (Hanshaw y Back 1980), por lo que el aporte de agua dulce a los ecosistemas costeros se conforma de la descarga de las aguas continentales del acuífero y los afloramientos hacia los de cenotes y ojos de agua (o afloramientos en medio del mar) (Herrera-Silveira 2006). Los suelos hallados sobre la línea de costa de la península de Yucatán son de tipo Solonchak e Histosol, asociados con la zona inundable de los manglares y con

hidromorfismo (características morfológicas producto de la reducción y oxidación del sustrato debido a la presencia permanente o intermitente de agua; Van Breemen y Buurman, 2003) en los estratos más superficiales (Batllori-Sampedro et al. 2005; Flores y Espejel 1994).

“La Carbonera” se encuentra sobre una planicie costera palustre con blanquizales, localizada sobre un carst donde predominan las condiciones de inundación bajo influencia costera. La profundidad de la inundación disminuye durante la temporada de sequía y aumenta paulatinamente hacia la temporada de lluvias, hasta la temporada de nortes (Bautista y Palacio 2005). Estos autores establecen que la extensión comprendida desde el Palmar oriental hasta Chuburná (“La Carbonera” ubicada en tal área), se conforman como áreas con gran influencia salina.

El clima predominante en el área de estudio es cálido-seco correspondiente al subtipo BS1(h'), con un régimen de lluvias de verano y una precipitación invernal entre el 5 y 10%. La temperatura promedio anual es de 26°C, la precipitación total promedio es de 600 mm y la evaporación de 1682 mm (Duch 1988). En el estado de Yucatán se presentan tres temporadas climáticas principales: (1) la temporada de lluvias, que abarca los meses de junio a octubre, en la cual la costa de la península de Yucatán recibe la mayor parte de la precipitación anual promedio (< 700mm); (2) la temporada de “nortes”, que abarca los meses de noviembre a febrero, la cual se caracteriza por precipitación (20–60 mm), fuertes vientos (> 80 km/h) y temperaturas relativamente bajas, asociados a frentes polares; (3) La temporada de sequía, caracterizada por la ausencia de precipitación, que abarca los meses de marzo a mayo (Herrera-Silveira 1994; Cervera et al. 2007). Las colectas para este estudio se llevaron a cabo en la temporada de lluvias (en el mes de julio de 2012) y al final de la temporada de sequía (a inicios del mes de junio de 2013).

El área de estudio se halla en la boca de la laguna. En esta área se encuentra a *C. erectus* establecido tierra adentro sobre la línea de costa que delimita a la laguna y a *A. germinans* paralela a *C. erectus* tierra adentro y en islotes dentro de la laguna. Para este estudio se seleccionaron tres unidades de muestreo (Fig. 2), abarcando los hábitats en los que se observa a estas dos especies de manglar: unidad “Isla de *A. germinans*” (Fig. 3), de sustrato inundado; unidad “*A. germinans* tierra adentro”, de sustrato inundable de acuerdo al incremento y decremento diario de la marea; y unidad “*C. erectus* tierra adentro”(Fig. 4), de sustrato no inundable.

En cada unidad se seleccionaron y geoposicionaron 20 individuos de la especie de mangle correspondiente, de los cuales se colectaron raíces (ver sección II.4) y suelo rizosférico (ver secciones I.4 y II.4).

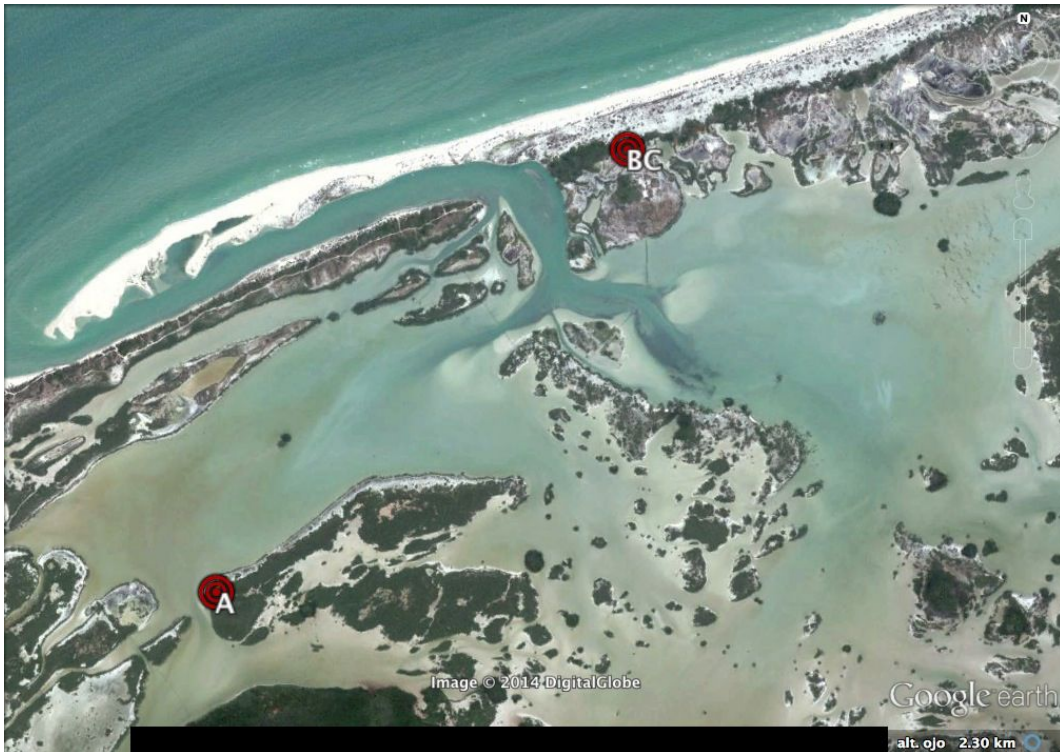


Figura 2. Mapa de la laguna costera “La Carbonera”.

Se señalan en color rojo los sitios de colecta: A = unidad “isla de *A. germinans*”, B = unidad “*A. germinans* tierra adentro” y C = unidad “*C. erectus* tierra adentro”, las dos últimas desarrollándose una paralela a la otra. Tomado de Google earth (2014).

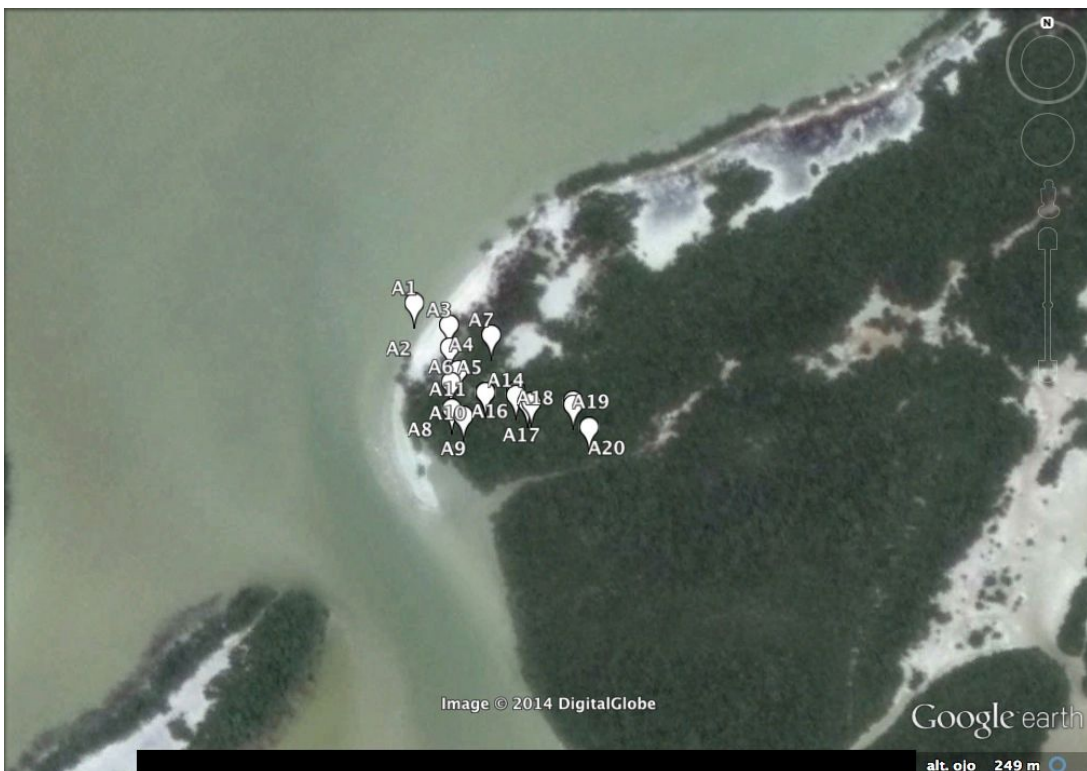


Figura 3. Distribución de los individuos de *A. germinans* en la unidad “Isla de *A. germinans*”.

Los números representan el número de individuo muestreado (20 en total). Tomado de Google earth (2014).



Figura 4. Distribución de los individuos de *A. germinans* y *C. erectus* en las unidades tierra adentro.

B = unidad “*A. germinans* tierra adentro” (marcadores de color blanco y gris), C = unidad “*C. erectus* tierra adentro” (marcadores de color verde). Los números representan el número de individuo colectado (20 por especie). Tomado de Google earth (2014).

Objeto de estudio

En México se encuentran cinco especies de mangle: *Rhizophora mangle* (mangle rojo), *Avicennia germinans* (mangle negro), *Laguncularia racemosa* (mangle blanco), *Conocarpus erectus* (mangle botoncillo) y una especie de mangle rojo que sólo ha sido registrada en las costas de Chiapas *Rhizophora harrissoni*. En la Península de Yucatán se encuentra una variedad de mangle botoncillo *Conocarpus erectus* var. *sericeus* (Agraz-Hernández 2006). En el estado de Yucatán se hallan todas las especies mencionadas, a excepción de *R. harrissoni* (Zaldívar-Jiménez et al. 2010). En el presente trabajo se estudia la asociación micorrízica arbuscular y variables edáficas en la rizósfera de *A. germinans* y de *C. erectus* (incluyendo, sin distinguir entre ellas, la variedad *sericeus*).

***Avicennia germinans* (L.) L.**

Avicennia germinans es una especie de mangle perteneciente a la familia Verbenaceae. Se desarrolla como árboles de hasta 30 m de altura y 60 cm de diámetro, copa umbelada, follaje claro y abierto con ramas ascendentes. Fuste recto, cilíndrico y neumatóforos alrededor de la base. Corteza gris negruzca, áspera, que se agrieta en placas. Hojas simples, opuestas, de borde entero y lámina de 8-12 cm de largo, con la punta aguda. El haz es verde oscuro y el envés grisáceo. Las inflorescencias son panículas terminales o axilares, y contienen flores blancas con el centro amarillento. *A. germinans* florece en primavera e inicios de verano. Los frutos son cápsulas de 2-3 cm de largo, que se abren en dos valvas y contienen una única semilla, de 14-20 mm de largo. Esta especie presenta mecanismo de excreción (glándulas en las hojas), exclusión y acumulación de las sales, así como lenticelas en

sus neumatóforos para captar el oxígeno atmosférico (Odum et al. 1985; Agraz-Hernández et al. 2006; Peña-Chocarro y Knapp 2011). Debido a la presencia de glándulas de excreción de sal en sus hojas, sobre estas se puede observar una capa de sal (Odum et al. 1985).

La arquitectura del sistema radical de *A. germinans* hace posible que se formen raíces absorbentes en una posición que les permite crecer hacia sustratos (suelo o agua) con salinidades favorables. Neumatóforos y espacios intercelulares grandes en el interior de las raíces sirven para el suministro de oxígeno a las células. El aire viaja a través de los neumatóforos por el tejido aerenquimatoso hacia los tejidos de todas las raíces vivas. La formación del aerenquima reduce el número de células vivas consumidoras de oxígeno y la formación de capas celulares encorchadas, que cubren a veces hasta los meristemos apicales, impide la difusión de oxígeno del interior de las raíces hacia el sustrato. De esta manera, la absorción de iones se limita a las puntas de las raíces en crecimiento y a raíces muy finas sin crecimiento en grosor. En el género *Avicennia*, varias raíces nacen de la parte subterránea del tronco y crecen poco debajo de la superficie del suelo en forma plagiogeotrope en todas las direcciones. Estas raíces, llamadas raíces cables (que le brindan estabilidad al mangle), producen los neumatóforos con crecimiento geotropo negativo (con altura de 20-30 cm sobre el suelo) y raíces anclas con crecimiento geotropo positivo. En las raíces cables, en la base de los neumatóforos y en las raíces anclas pueden nacer raíces absorbentes (Odum et al. 1985; Schnetter 2002).

Los nombres comunes de esta especie de manglar son apompó, madre de sal, mangle negro, mangle prieto, puyequé, taab ché (maya). *Avicennia germinans* se encuentra dentro de la categoría de especie amenazada en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010.

***Conocarpus erectus* L.**

Conocarpus erectus es una especie de manglar perteneciente a la familia Combretaceae. Es una especie dioica que puede encontrarse como arbusto con 1.5 a 4 m de altura o como árbol alcanzando hasta 20 m de altura, profusa e irregularmente ramificado, con madera fisurada y rugosa. Sus hojas son simples, alternas o en ocasiones congestionadas en las puntas de las ramas. La lámina foliar es ovalada o lanceolada, de 4 a 9 cm de largo, 2 a 3 cm de ancho, con el ápice agudo hasta acuminado, base cuneada y con un par de glándulas de excreción de sales. En el envés poseen glándulas en las axilas, formadas por la nervadura media y las nervaduras secundarias. Las hojas poseen un color verde brillante en ambos lados, no presentan estípulas y poseen pecíolos de hasta 10 cm de largo. Las inflorescencias de *C. erectus* se conforman por flores diminutas, arregladas en panículas terminales, integradas por cabezuelas globosas. Las infrutescencias son pequeñas y globulares (Agraz-Hernández et al. 2007; Trejo-Torres 2009; Peña-Chocarro y Knapp 2011), las cuales poseen semillas con un bajo porcentaje de germinación, de 0.0% a 9.4% de germinación en condiciones de laboratorio (Tovilla y De la Lanza 1999; Yáñez et al. 2002).

El sistema radical de *C. erectus* consiste principalmente en raíces finas laterales de color café oscuro, débiles y quebradizas, que poseen madera acorchada. La planta usualmente posee un tronco erecto o múltiples troncos, pero puede asumir forma postrada y tener ramas que formarán nuevos individuos (Bashir et al. 2015). Debido a que *C. erectus* no presenta modificaciones en el sistema radical como el resto de los mangles, puede no ser considerado un mangle “verdadero” (Odum et al. 1985). Independientemente de cómo sea clasificado, *C. erectus* es una especie transicional importante establecida entre los mangles “verdaderos” y las plantas no

pertenecientes al manglar (establecidas tierra adentro en zonas más altas) (Odum 1985; Krauss et al. 2008).

Es denominado mangle botoncillo debido a la forma de sus infrutescencias. También llamado: botoncahui, estachauite, laurelillo, mangle cenizo y taab ché, xk'aan ché o k'an che' (en maya) (Agraz-Hernández et al. 2007; Peña-Chocarro y Knapp 2011). *Conocarpus erectus* se encuentra dentro de la categoría de especie amenazada en la NOM-059-SEMARNAT-2010.

LITERATURA CITADA

- Agraz-Hernández, C. M., Noriega-Trejo, R., López-Portillo, J., Flores-Verdugo, F. y Jiménez-Zacarias, J. 2006. Guía de Campo. Identificación de los Manglares en México. Universidad Autónoma de Campeche. México. 45 pp.
- Agraz-Hernández, C. M., Osti, J., Jiménez, J. J., García, C., Arana, R., Chan, E., González, L. y Palomo, A. 2007. Guía técnica: Criterios para la restauración del mangle. Universidad Autónoma de Campeche, Comisión Federal de Electricidad, Comisión Nacional Forestal. México. 132 p.
- Alongi, E. 2008. Mangrove forests: Resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 76:1-13.
- Ball, M. 1988. Review article: Ecophysiology of mangroves. *Trees*. 2:129-142.
- Bashir, M., Uzair, M. y Chaudhry, B. A. 2015. A review of phytochemical and biological studies on *Conocarpus erectus* (Combretaceae). *Pakistan Journal of Pharmaceutical Research*. 1(1):1-8.
- Batlloori-Sampedro, E., González-Piedra, J., Díaz-Sosa, J. y Febles-Patrón, J. 2005. Caracterización hidrológica de la región costera noroccidental del estado de Yucatán, México. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*. 59:74-92. ISSN 0188.
- Bautista, F. y Palacio, G (eds.). 2005. Caracterización y manejo de los suelos de la península de Yucatán: Implicaciones agropecuarias, forestales y ambientales. Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma de Yucatán, Instituto Nacional de Ecología. México. 282 p.
- Bohrer, K., Friese, C. y Amon, J. 2004. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in differing wetland habitats. *Mycorrhiza*. 14:329–337.
- Botello, A. V., Villanueva, S., Gutiérrez, J. y Rojas, J. L. 2010. Vulnerabilidad de las zonas costeras mexicanas ante el cambio climático. Gobierno del Estado de Tabasco, SEMARNAT-INE, Universidad Autónoma de Campeche. México. 514pp.
- Carmona, A., Guadarrama, P., Ramos-Zapata, J., Castillo Argüero, S. y Montaña, N. 2013. Arbuscular Mycorrhizal Fungi Associated With Coastal Vegetation In Chuburna, Yucatan, Mexico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*. 16:431-443.
- Carrenho, R., Botelho, S., Ramos, V. y Schunk, E. 2007. The effect of different soil properties on arbuscular mycorrhizal colonization of peanuts, sorghum and maize. *Acta Botanica Brasilica*. 21(3):723-730.
- Cervera, J.C., Andrade, J. L., Graham, A., Durán, R., Jackson, P. y Simá, J. 2007. Photosynthesis and Optimal Light Microhabitats for a Rare Cactus, *Mammillaria gaumeri*, in Two Tropical Ecosystems. *Biotropica*. 39(5): 620–627.

Contreras, F. y Castañeda, O. 2004. La biodiversidad de las lagunas costeras. *Ciencias*. 76:46-56.

Diario oficial. 2010. Decreto número 285 decreto que establece el área natural protegida denominada Reserva estatal ciénagas y manglares de la costa norte de Yucatán. [Citado en noviembre 2014]. Disponible en: http://www.seduma.yucatan.gob.mx/areas-naturales/documentos/decreto_cienagas.pdf.

D'Souza, J. y Felinov B. 2013a. Biodiversity of Arbuscular Mycorrhizal (AM) fungi in mangroves of Goa in West India. *Journal of Forestry Research*. 24(3):515–523.

D'Souza, J. y Felinov B. 2013b. Seasonal Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Mangroves of Goa, India. *International Journal of Biodiversity*. 2013:1-7.

Duch, G. 1988. La conformación territorial del estado de Yucatán. Universidad Autónoma Chapingo. México. 427 pp.

Duke, N., Ball, M. y Ellison, J. 1998. Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves. *Global Ecology and Biogeography Letters*. 7:27-47.

Echeverría, R. I. 2006. Asociación micorrízica arbuscular de las plantas arbóreas terrestres de un petén en Celestún, Yucatán, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, México. 55pp.

Feller, I. y Sitnik, M. 1996. Mangrove Ecology: A Manual for a Field Course A Field Manual Focused on the Biocomplexity on Mangrove Ecosystems. Smithsonian Institution. Washington, Estados Unidos. 21pp.

Flores, S. y Carvajal, I. 1994. Etnoflora Yucatanense, Tipos de vegetación de la península de Yucatán. Num. 3. Universidad Autónoma de Yucatán. , Sostenibilidad Maya. Yucatán, México. 135 pp.

Ghorbani, M., Khara, J. y Abbaspour, N. 2012. Effects of season and soil conditions on the mycorrhizal status and colonization of seven grass species. *Iranian Journal of Plant Physiology*. 2(2):387 -393.

Hanshaw, B. y Back, W. 1980. Chemical mass-wasting of the northern Yucatan Peninsula by groundwater dissolution. *Geology*. 8:222-224.

Herrera-Silveira, J. 1994. Correlaciones de parámetros hidrobiológicos de la Laguna de Celestún, Yucatán. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. 21(1-2):43-53

Herrera-Silveira, J. 2006. Lagunas costeras de Yucatán (SE, México): Investigación, diagnóstico y manejo. *Ecotropicos*. 19(2):94-108.

- INEGI. 2010. Dirección General de Geografía. Catálogo de Claves de Entidades Federativas, Municipios y Localidades. [Citado en marzo de 2015]. Disponible en: <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/geoestadistica/CatalogoClaves.aspx>.
- INEGI. 2012. Perspectiva estadística Yucatán. Citado en marzo de 2015]. Disponible en: http://www.inegi.org.mx/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/integracion/estd_perspect/yuc/Pers-yuc.pdf.
- Johnson, N. C., Hoeksema, J. D., Bever, J. D., Balachandhaty, V., Gehring, C., Klironomos, J., Koide, R., Miller, R. M., More, J., Moutoglis, P., Schwartz, M., Simard, S., Swenson, W., Umbanhowar, J., Wilson, G. y Zabinski, C. 2006. From Lilliput to Brobdingnag: Extending Models of Mycorrhizal Function across Scales. *BioScience*. 56(11):889-900.
- Kathiresan, K y Bingham, B. 2001. Biology of Mangroves and Mangrove Ecosystems. *Biology of Mangroves and Mangrove Ecosystems*. 40:81-251.
- Krauss, K., Lovelock, C., McKee, K., López-Hoffman, L., Ewe, S. y Sousa, W. 2008. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: A review. *Aquatic Botany*. 89:105–127.
- Kumar, T y Ghose, M. 2008. Status of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in the Sundarbans of India in relation to tidal inundation and chemical properties of soil. *Wetlands Ecology and Management*. 16:471-483.
- Miller, S. 2000. Arbuscular mycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *New Phytologist*. 145:145-155.
- Moore, P. 2006. Biomes of the Earth Wetlands. Chelsea House. Hong Kong. 220pp.
- Moreno-Casasola, P. E., Peresbarbosa, R. y Travieso-Bello, A. C. (eds). 2006. Estrategias para el manejo costero integral: el enfoque municipal. Instituto de Ecología, A.C., CONANP y Gobierno del Estado de Veracruz-Llave. México. 1266 pp.
- Odum, W. E., McIvor, C. C. y Smith, T. J. III. 1985. The Ecology of the mangroves of south Florida: a community profile. U.S. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services, Washington, D.C. 144 pp.
- Peña- Chocarro, M. y Knapp, S. 2011. Árboles del mundo maya. Natural History Museum, Probaturo Península de Yucatán, Universidad Autónoma de Yucatán y Universidad del Valle de Guatemala. México. 263 pp.
- Ramírez-Viga, T. 2011. Evaluación de la asociación micorrízica arbuscular en el mangle Botoncillo *Conocarpus erectus* L. (Combretaceae) en la reserva de la Biosfera Ría Lagartos, Yucatán. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán. Yucatán, México.

Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Primera edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 504 pp.

Schnetter, M. 2002. El sistema radical del mangle blanco (*Avicennia germinans*), un ejemplo de adaptaciones morfológicas y anatómicas en espermatófitos a condiciones ecológicas adversas. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 26(98):111-126.

Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. NOM-059-SEMARNAT-2010. 2010. [Citado el lunes 10 de febrero de 2014]. Disponible en: http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM_059_SEMARNAT_2010.pdf

Sengupta, A. y Chaudhuri, S. 2002. Arbuscular mycorrhizal relations of mangrove plant community at the Ganges river estuary in India. *Mycorrhiza*, 12: 169–174.

Sharma, A.K. y Johri, B.N. 2002. Arbuscular Mycorrhizae Interactions in Plants, Rhizosphere and Soils. Science Publishers, Inc. India. 311 pp.

Stahl, P. y Christensen, M. 1991. Population variation in the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*: Breadth of environmental tolerance. *Mycological Research*. 95:300-307.

Tovilla, H. C. y De la Lanza, E. G. 1999. “Ecología, producción y aprovechamiento del Mangle *Conocarpus erectus* L”., en Barra de Tecoanapa Guerrero, México. *Biotropica*. 31(1):121-134.

Trejo-Torres. 2009. Un mangle de plata: El Botoncillo (*Conocarpus erectus*). [Citado el lunes 10 de febrero de 2014]. Disponible en: http://www.cicy.mx/sitios/desde_herbario/.

Van Breemen, N. y Buurman, P. 2003. Soil Formation. Kluwer Academic Publishers. Estados Unidos de América. 404 pp.

Vázquez-Piqué, J., Pereira Naranjo, F., Tapias Martín, R., GonzálezPérez, A., Andivia Muñoz, E. y Martín-Pérez, D. 2008. Análisis de la influencia de parámetros edáficos y climáticos en el crecimiento del alcornoque en una dehesa de Huelva (España). *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*. 25:431-437.

Verbruggen, E., Van Der Heijden, M., Weedon, J., Kowalchuk, G. y Røing, W. 2012. Community assembly, species richness and nestedness of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *Molecular Ecology*. 21:2341–2353.

Wang, Y., Quiu, Q., Yang, Z., Hu, Z., Fung-Yee, N y Xin, G. 2010. Arbuscular mycorrhizal fungi in two mangroves in South China. *Plant Soil*. 331:181-191.

Wang, Y., Huang, Y., Qiu, Q., Xin, G., Yang, Z. y Shi, S. 2011. Flooding Greatly Affects the Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Communities in the Roots of Wetland Plants. *PLoS ONE*. 6(9):e24512. doi:10.1371/journal.pone.0024512.

Yáñez, P., Aldaz, I. y Bermeo, D. 2002. Producción ex-situ de plántulas de mangle botón (*Conocarpus erectus* L.) En la isla santa cruz, galápagos. *Funbotánica. Boletín*. 10: 9-18.

Yates, E., Ashwath, N y Midmore, D. 2002. Responses to nitrogen, phosphorus, potassium and sodium chloride by three mangrove species in pot culture. *Trees*.16:120–125.

Zaldívar-Jiménez, A, Herrera-Silveira, J.H, Teutli-Hernandez, C., Hernandez-Saavedra, R. y J. Caamal-Sosa. 2010. Manglares. p. 138-139. En: Duran R. y M. Mendez (eds.). Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. 496 pp.

CAPÍTULO I. CARACTERIZACIÓN ABIÓTICA DE COMUNIDADES DE *Conocarpus erectus* Y *Avicennia germinans* EN LA LAGUNA COSTERA “LA CARBONERA, YUCATÁN, MÉXICO”

I.1. ANTECEDENTES

I.1.1. Ecosistemas de manglar

Los humedales se encuentran entre los ecosistemas más importantes del planeta en términos de biodiversidad, productividad y exportación de carbono a ecosistemas adyacentes (Carrera y de la Fuente 2003). Existen muchos tipos de humedales, incluyendo manglares, ciénagas, arrozales y ecosistemas lacustres y ribereños; la característica que todos ellos comparten es que son áreas de transición entre los sistemas acuáticos y terrestres (Carrera y de la Fuente 2003; Brady y Weil 2008), en donde el nivel freático usualmente está a nivel de la superficie o la superficie está cubierta por aguas someras (Carrera y de la Fuente 2003). El factor dominante de estos ecosistemas, la saturación de agua, determina la naturaleza del desarrollo del suelo y del tipo de comunidades de plantas y animales que viven en el suelo o en su superficie (Cowardin et al. 1979).

De acuerdo con Rzedowski (2006), las comunidades vegetales ligadas al medio acuático o al suelo saturado de agua (ya sea de forma permanente o temporal), son muy variadas. Muchas de ellas son difíciles de estudiar y aún de describir, pues a menudo se presentan en forma dispersa, mal definida y ocupan superficies limitadas. En su conjunto, sin embargo, son una parte importante de la cubierta vegetal de México.

Las lagunas costeras son depresiones someras (<10m) paralelas a la costa, separadas del mar por una barrera física, pero conectadas a éste, temporal o permanentemente, por uno o más canales (Gönenç y Wolflin 2005; Herrera-Silveira 2006; Herrera-Silveira y Cortes 2007). Son el resultado del encuentro de dos masas de agua de diferentes características (agua marina y agua continental), por lo que presentan fenómenos particulares de comportamiento físico, químico y biológico (Contreras y Castañeda 2004). Estos sistemas, hidrológicamente dinámicos e importantes en términos de biodiversidad, se encuentran asociados a los ecosistemas de manglar (Contreras y Castañeda 2004).

El manglar es un tipo de humedal ubicado en la zona intermareal de las costas tropicales y subtropicales, entre los 25 grados de latitud norte y sur (con notables extensiones más allá de éstos en el norte de Bermuda a los 31° 20' N, Japón a los 31° 22' N, el sur de Australia a los 38° 45' S, Nueva Zelanda a los 38° 03' S y la costa este de Sudáfrica a los 32° 59' S; Spalding et al. 1997) (Odum et al. 1985), en los bordes de las lagunas costeras, estuarios, desembocaduras de ríos y bahías, localizándose de este modo en la interfase de influencia del agua marina y de las descargas de agua dulce provenientes del continente. El manglar se caracteriza por la presencia de elementos arbóreos y arbustivos, con escaso o nulo estrato herbáceo, sin plantas trepadoras y con presencia rara de epífitas o parásitas. Está compuesto por especies perenes, halófilas obligadas o facultativas con características ecofisiológicas distintivas como raíces aéreas, viviparidad, filtración y fijación de algunos tóxicos, mecanismos de exclusión o excreción de sales, que se desarrollan en salinidades que van desde 0 hasta 90 partes por mil (ppt por su notación en inglés: parts per thousand) alcanzando su máximo desarrollo en condiciones salobres (aproximadamente 15 ppt) (NOM-022-SEMARNAT-2003; Moreno-Casasola et al. 2006; Rzedowski 2006).

El manglar es considerado uno de los ecosistemas más productivos del planeta debido a que las corrientes de agua (mareas, ríos y escurrimientos terrestres) aportan nutrimentos y sedimentos desde el continente u otros ecosistemas vecinos (pastos marinos y arrecifes de coral) y modulan el intercambio de los mismos, además de agua y organismos (Yáñez-Arancibia et al. 1998; Botello et al. 2010). Estos ecosistemas son el hábitat de especies de peces, crustáceos y moluscos de importancia ecológica y comercial y constituyen zonas de refugio y alimentación de fauna silvestre amenazada y en peligro de extinción y de especies endémicas y migratorias (Feller y Sitnik 1996; Agraz-Hernández et al. 2006; Botello et al. 2010). Además de la pesca, el manglar es aprovechado por el hombre para la obtención de madera para construcción o leña, la extracción de sal, de taninos (utilizados para el curtido y tinción), así como de hojas y corteza para uso medicinal, sin contar el uso recreativo, estético, cultural y educativo que se le da (Agraz-Hernández et al. 2006).

Las elevadas tasas de fotosíntesis y la productividad primaria de muchos bosques de manglar dependen no sólo de mecanismos fisiológicos de adquisición y conservación de nutrimentos, sino también las de interrelaciones energéticamente eficientes entre las reservas de nutrimentos, microorganismos y mangles. La asociación de plantas y microorganismos favorecen a las primeras en los hábitats tropicales debido a que las reservas de nutrimentos disponibles son escasas y el crecimiento microbiano es más acelerado que el de las plantas (Alongi 2008).

Frecuentemente, las plantas y las comunidades acuáticas tienen una tolerancia limitada con respecto a los factores ambientales y sólo se desarrollan si se presenta una serie de condiciones indispensables para su existencia, dentro de un determinado intervalo de temperatura, luminosidad, pH, salinidad, pureza, concentración de oxígeno, etc. Así, por ejemplo, es distinta a menudo la vegetación de las aguas cálidas y las frías, de las dulces y las saladas, de las corrientes y las estancadas, de las claras y las turbias, de los fondos arenosos, arcillosos o rocosos (Rzedowski 2006).

1.1.2. Factores edáficos en los ecosistemas de manglar

Los manglares, al hallarse en la transición mar-tierra presentan características edáficas particulares y poseen variación espacial y temporal (Feller et al. 2003; D'Souza y Felinov, 2013b). La estacionalidad ambiental afecta la temperatura, el contenido de agua en el suelo y la disponibilidad de los recursos (Jaramillo 2002; García y Cabrera-Reyes 2008). Estos factores a su vez afectan a otras variables edáficas, de modo que éstas cambian de acuerdo a la estación del año (López 2005; D'Souza y Felinov, 2013b). Estos factores a su vez se correlacionan con la fenología de las plantas, su crecimiento, la reproducción sexual y otros patrones de actividad (López 2005).

1. Textura. Los mangles se desarrollan en una amplia variedad de sustratos incluyendo lodos finos, lodos inorgánicos, lodos con un alto contenido orgánico, turba, arena e incluso roca y coral muerto si existe suficiente material para que los árboles se sostengan; sin embargo, parecen prosperar en lodos y en arenas de granos finos, en sitios donde el oleaje no sea fuerte (Odum et al. 1985; Rzedowski 2006). Los suelos con una alta proporción de poros diminutos (suelos con textura fina) son pobremente aireados. En tales suelos el agua domina y el contenido de aire en el suelo es bajo, como la tasa de difusión del aire de la atmósfera hacia adentro y hacia afuera del suelo (Porta et al. 1999).

2. Contenido de agua en el suelo. El contenido de agua en el suelo de los manglares depende de los flujos entrantes y salientes de agua (proveniente de la marea, de escurrimientos superficiales o de lluvia), así como el hidroperiodo y el tiempo de residencia del agua en el manglar (determinado por la textura y contenido

de materia orgánica en el suelo y a su vez del hidropериодо) (Moore 2006; Brady y Weil 2008). En los manglares, la inundación del suelo puede ser temporal (ya sea por mareas o por fuertes lluvias) o permanente (Sharma y Johri, 2002).

La influencia de la marea no representa un requerimiento fisiológico directo para los manglares, pero juega un papel indirecto importante en estos ecosistemas: (1) el estrés provocado por la marea (periodos de sequía y de humedad alternados) excluye a la mayoría de las otras plantas y reduce la competencia (Lugo y Snedaker 1974; Odum et al. 1985); (2) las mareas pueden transportar nutrimentos y agua relativamente limpia hacia los ecosistemas de manglar y exportar acumulaciones de carbono y compuestos de sulfuro reducidos; (3) en áreas con altas tasas de evaporación, la precipitación y la acción de las mareas ayuda a prevenir que las salinidades del suelo alcancen concentraciones que pudieran ser letales para los manglares (Lugo y Snedaker 1974; Odum et al. 1985; Moreno-Casasola et al. 2006); y finalmente (4) las mareas influyen la dispersión de los propágulos de mangle y detritus (Odum et al. 1985).

Los cambios en la cantidad de precipitación que impacta a un ecosistema modifican la cantidad de agua presente en el suelo (Jaramillo 2002; Moore, 2006; Brady y Weil, 2008) y desencadena cambios en otras variables edáficas. Además, las fracciones de partículas presentes en el suelo (que en un horizonte dado tienden a variar poco a lo largo del tiempo; Porta et al. 1999) determinan la cantidad de humedad retenida y el drenaje (Reyes 1996). Los suelos limosos tienen gran capacidad para retener el agua disponible para el crecimiento vegetal, al contrario de los suelos arenosos, que favorecen la infiltración (Aguilera 1989; Brady y Weil, 2008).

Las precipitaciones en las zonas costeras lavan el suelo del exceso de sales y favorecen el aumento de la biomasa (Moreno-Casasola et al. 2006) y la cantidad de materia orgánica de los suelos (Aguilera 1989; Jaramillo 2002). La formación de materia orgánica del suelo ocurre cuando las entradas de materia vegetal son altas y/o las tasas de descomposición son lentas. La inundación y las condiciones anaeróbicas del suelo influyen también la producción de biomasa y las tasas de descomposición (Moreno-Casasola et al. 2006; McKee 2011). El agua contenida en el suelo controla el suministro de nutrimentos a las raíces de las mismas plantas (Brady y Weil 2008). La vegetación en crecimiento es un compartimento temporal de almacenamiento de nutrimentos que resulta en exportaciones estacionales luego de la muerte vegetal (Richardson y Vepraskas, 2001).

La importancia de los cambios estacionales de temperatura y precipitación y cómo se modifiquen el resto de las variables ambientales difiere entre regiones, siendo las fluctuaciones estacionales en temperatura más importantes en regiones templadas, mientras que las de precipitación lo son en regiones tropicales y áridas con temporadas de lluvia y de sequía bien definidas (Tarcila et al. 2012), tal como la península de Yucatán. Además, contrariamente a lo que sucede en las áreas continentales, donde la variación de la temperatura es un factor determinante de la estacionalidad, en las costas mexicanas lo es la presencia o ausencia de precipitación (Contreras y Castañeda 2004).

Las relaciones hídricas entre la precipitación, temperatura y el viento, se ven afectadas por la distribución con la cual se presente la precipitación a través del año; son diferentes los efectos de las precipitaciones abundantes, pero concentradas en pocos meses a los de cantidades similares de lluvia anual, repartidas en pequeñas cantidades todos los meses (Jaramillo 2002). Esta repartición de lluvias influye en la actividad hídrica de los suelos y por tanto en el comportamiento de la biota

establecida en ellos. En algunos manglares la zona intersticial puede variar dependiendo de la estación, siendo algunas zonas inundables en temporadas de lluvias y no inundables en temporadas sin lluvia (Odum, 1985).

3. Potencial redox. Los manglares presentan un intervalo más amplio de reacciones redox que los ecosistemas terrestres y transforman los nutrimentos de las plantas a través del suelo, el agua y la atmósfera (Richardson y Vepraskas 2001). La característica central de la química de los humedales es el bajo potencial redox que prevalece; sin embargo, en ciertas zonas o por ciertos periodos de tiempo condiciones oxidantes pueden alternarse con condiciones reductoras (Brady y Weil 2008), esta alternancia depende del grado de inundación prevaleciente en el suelo. Las condiciones reductoras son propiciadas por el ingreso y permanencia de agua al ecosistema y por la textura fina típica de los sedimentos de manglar (Odum et al. 1985).

El estado redox del sedimento afecta tanto la forma como la disponibilidad de los nutrimentos inorgánicos (Ball 1988). En humedales permanentemente inundados, el oxígeno se difunde desde la atmósfera o desde el agua oxigenada hacia los 1 o 2 cm superiores del suelo creando una delgada capa oxidante, pero unos pocos centímetros más abajo en el perfil de suelo el oxígeno es eliminado y el potencial redox se vuelve lo suficientemente bajo para que reacciones como la reducción de nitrato se lleven a cabo (Brady y Weil 2008). La actividad vegetal también puede influenciar los procesos redox en los suelos saturados de agua al incrementar la difusión del oxígeno hacia el suelo vía las raíces (Sherman et al. 1998).

El valor de potencial redox al cual una reacción de oxido-reducción (redox) puede ocurrir depende de los elementos que se oxiden o reduzcan y el pH existente al momento de la reacción. El potencial redox se encuentra relacionado con la cantidad de oxígeno presente en la solución del suelo. A su vez, las reacciones redox que se llevan a cabo en un sitio modifican el pH del mismo al tomar o liberar iones de los elementos existentes (Brady y Weil, 2008). Si la precipitación en determinada zona promueve la inundación del suelo, el potencial redox será más bajo que en una temporada de sequía debido a la escasez de oxígeno disuelto en el sustrato (Odum et al. 1985).

4. Salinidad. Los regímenes de salinidad varían en tiempo y espacio, con la escala de tiempo y magnitud de las fluctuaciones dependientes del clima y de las características hidrológicas del ambiente de costa (Ball 1988). La salinidad es importante al reducir la competencia con otras especies de plantas vasculares en el manglar (Odum et al. 1985), pues de las especies arbóreas leñosas existentes, muy pocas son capaces de crecer en aguas salinas (Moreno-Casasola et al. 2006), resultando en la dominancia de un grupo reducido de árboles en estos ecosistemas (Moore 2006). Qué tanto puede una especie tolerar las fluctuaciones de salinidad será determinante para la distribución y la importancia relativa de las especies a lo largo de gradientes de salinidad; los mangles generalmente exhiben máximo crecimiento bajo condiciones de baja salinidad pero difieren en el intervalo de salinidades bajo las cuales sus mayores tasas de crecimiento son mantenidas (Ball 1988).

Los mangles poseen varias estrategias para tolerar la salinidad: exclusión, acumulación o secreción de sales (Odum et al. 1985; Ball 1988; Kathiresan y Bingham 2001), a través de la osmoregulación, la compartimentación de iones, la toma selectiva de iones y el mantenimiento del balance entre el suministro de iones hacia los brotes y la capacidad de acomodar el influjo de sal (Ball 1988). *A. germinans* presenta mecanismos de excreción (glándulas en las hojas), exclusión y

acumulación de las sales (Odum et al. 1985; Agraz-Hernández et al. 2006; Peña-Chocarro y Knapp 2011); mientras que *C. erectus* cuenta con el mecanismo de excreción de sales a través de glándulas en las hojas (Agraz-Hernández et al. 2007; Trejo-Torres 2009; Peña-Chocarro y Knapp 2011) y acumulación de sales en las hojas (Medina 1999).

5. Materia orgánica. La materia orgánica es un componente estructural principal en los suelos de algunos manglares, representando alrededor del 90% del volumen de suelo incluso en suelos minerales sedimentarios. En estos ecosistemas, el movimiento del agua acarrea sedimentos y nutrientes y lava las sales y fitotoxinas, acción que promueve el crecimiento vegetal y la producción de biomasa (McKee 2011). Los mangles contribuyen a la acumulación de la materia orgánica a través del mantillo y diferentes tipos de bosque de manglar muestran patrones diferentes de acumulación, descomposición y exportación de mantillo (Lugo y Snedaker 1974; Kathiresan y Bingham 2001).

La materia orgánica tiene una gran capacidad de retención de agua (Aguilera 1989; Brady y Weil, 2008; Dorronsoro, 2012); y debido a su poder de unión físico, influencia el arreglo de las partículas minerales en agrupaciones, por tanto influenciando las relaciones de agua y aire (Brady y Weil, 2008). Una importante porción de elementos nutritivos se encuentran como iones cargados en las superficies de las partículas de materia orgánica y conforme ésta se degrada, los nutrientes presentes en combinaciones orgánicas son liberados como iones solubles, que pueden entonces ser tomados por las plantas (Aguilera 1989; Jenny 1994; Brady y Weil, 2008; Dorronsoro, 2012). De este modo, un incremento en el ingreso y descomposición de la materia orgánica en cualquier ecosistema, implica el incremento del ingreso de nutrientes al suelo.

Por otro lado, la materia orgánica influye en el pH al producir compuestos orgánicos que tienden a acidificar el suelo (Jaramillo 2002; Brady y Weil, 2008). El pH también depende del balance entre iones H^+ y OH^- en la solución del suelo e influencia fuertemente la disponibilidad de muchos elementos para la toma por parte de las raíces, incluyendo tanto nutrientes como toxinas (Reyes 1996; Brady y Weil, 2008).

6. pH. Por lo general, la acidez es común en suelos de regiones húmedas, donde la concentración de iones H^+ excede a la de los iones OH^- y pueden contener grandes cantidades de Al, Fe y Mn. Las ciénagas y los pantanos costeros son usualmente de suelos ácidos (pH menor a 4) dado que la degradación constante de hojarasca resulta en la liberación de ácidos durante la hidrólisis de los taninos y de la piritita, que libera Fe^{2+} (Odum et al. 1985; D'Souza y Felinov 2013b), sin embargo las adiciones de limo pueden incrementar el pH del suelo (Richardson y Vepraskas 2001). En turberas de *A. germinans*, aunque esta especie rara vez forma turba, se ha registrado un pH de 6.9 a 7.21 (Davis 1940 citado por Odum et al. 1985).

7. Nutrientes. Los ciclos bioquímicos de los nutrientes dentro de los bosques de manglar son procesos importantes para el desarrollo de las plantas y otra biota del ecosistema (Sengupta y Chaudhuri 1991). Muchos suelos de manglar poseen una disponibilidad extremadamente baja de nutrientes, aunque, dado que los nutrientes esenciales no se encuentran uniformemente distribuidos dentro o entre los ecosistemas de manglar, ésta puede variar en gran medida (Kathiresan y Bingham 2001; Feller et al. 2003).

Existe interacción entre la salinidad y la inundación con la disponibilidad de nutrientes, la cual no es bien comprendida. Por ejemplo, la tolerancia al incremento de salinidad es generalmente disminuida por la hipoxia, la cual aparentemente

interfiere tanto con la exclusión de sales como con la selectividad de potasio sobre sodio (Ball 1988). La supervivencia de los mangles en condiciones salinas yace en su habilidad para mantener una alta proporción de K/Na (esencial para mantener la semipermeabilidad del plasmalema en las células), pues una limitación de potasio puede contribuir a una floración y producción de semillas limitadas en algunas áreas de manglar (Yates et al. 2002). El cociente Ca/K puede a veces encontrarse limitando la productividad vegetal (Richardson y Vepraskas 2001). El nitrógeno y el fósforo (éste en particular en turberas o en sustratos carbonatados; Boto y Wellington 1984) han sido implicados como los nutrimentos que más comúnmente limitan el crecimiento de los mangles (Sengupta y Chaudhuri 1991; Sherman et al. 1998; Richardson y Vepraskas 2001; Krauss 2008; D'Souza y Felinov 2013a).

Las raíces de las plantas toman el nitrógeno del suelo principalmente como iones de nitrato disuelto (NO_3^-) y amonio (NH_4^+) (Brady y Weil, 2008). Los nitratos surgen como resultado de la descomposición de las proteínas de la materia animal y vegetal "muerta" o del material excretado por los animales (Moore, 2006). La mayoría de los suelos inundados tienen una delgada (<5 cm) capa oxidada en la superficie, en donde ocurren las reacciones de oxidación. Los procesos anaeróbicos dominan la zona debajo de esta capa oxidada. En ambas capas el nitrógeno orgánico puede ser mineralizado a amonio. El nitrato es inestable en las zonas reducidas y se agota rápidamente vía reducción asimilativa (tomado por los organismos y utilizado en sus tejidos), por desnitrificación o por lixiviación. Por otro lado, en la capa reducida el amonio es estable y puede ser absorbido hacia sitios de intercambio de sedimentos o ser utilizado por plantas y microorganismos. Dadas las condiciones de inundación, el amoníaco es la principal forma de nitrógeno inorgánico en el suelo del manglar. La delgada capa oxidada en los suelos inundados es importante en las transformaciones de nitrógeno porque el amonio puede ser oxidado a nitrato por bacterias quimioautotróficas (nitrificación) en esta capa. Este proceso normalmente ocurre en la zona de la raíz que libera oxígeno (Kathiresan 2014).

I.1.3. Zonación de las especies de manglar

Los manglares son ecosistemas muy dinámicos debido a que los flujos del hidroperiodo modifican prácticamente a todo el resto de las variables del suelo (Cowardin et al. 1979). Los factores edáficos pueden ser muy variables dependiendo de la ubicación del manglar estudiado (Feller et al. 2003), ya que el grado de influencia de la marea, la existencia de escurrimientos superficiales, la temperatura y el origen del sustrato desencadenan cambios en la fisiología de las especies, la disponibilidad de nutrimentos y valores de PH, potencial redox y oxígeno disuelto en el agua.

Por otro lado, en diferentes ecosistemas de manglar, es posible encontrar una zonación de especies vegetales (distribución de especies a lo largo de la zona intersticial) particularmente notable y que a menudo resulta en bandas monoespecíficas de vegetación paralelas a la línea de costa. Aunque los patrones de zonación usualmente sugieren una secuencia rígida a partir de la costa y hacia las regiones tierra adentro, muchos patrones de zonación se observan como un mosaico con patrones vegetales apareciendo repetidamente donde la masa de tierra es interrumpida por los cursos de agua o variaciones en la topografía (Odum et al. 1985).

Los mangles exhiben patrones de zonación "típicos" en diferentes regiones geográficas (Moore 2006; Feller y Sitnik 1996), pero las variaciones locales y excepciones a este patrón ocurren en respuesta a diferencias localizadas en el tipo de sustrato y la elevación, tasas de elevación del nivel del mar y una variedad de otros

factores (Odum et al. 1985). Por ejemplo, patrones para Florida y el Caribe a menudo muestran a *Rhizophora mangle* ocupando la zona más próxima a la costa, seguida por *Avicennia germinans* y *Laguncularia racemosa* hacia tierra adentro. Tal patrón puede ser contrastado con un perfil del noreste de Australia (Queensland), que es más complejo debido a mayor número de especies y la posición relativa de éstas. En Florida, por ejemplo, *Avicennia* se encuentra hacia la costa y *Rhizophora* hacia tierra adentro (Feller y Sitnik 1996).

De acuerdo con Zaldívar-Jiménez et al. (2010), la geohidrología de la costa norte de Yucatán determina el desarrollo de escenarios de manglar que pueden ser de tipo húmedo o seco. El escenario húmedo caracterizado por la función del anillo de cenotes de concentrar y dirigir el agua subterránea hacia sitios de intercepción con la costa. La interacción del agua subterránea con los manglares en estos sitios, propicia que se desarrollen bosques con características ecológicas y estructuras forestales similares a las de los ambientes ribereños y deltáicos. Estos sitios están sujetos a un régimen hidrológico que combina la acción de la marea y la descarga del agua subterránea y su vegetación está dominada por *Rhizophora mangle* y *Laguncularia racemosa*. El escenario seco se caracteriza porque la inundación y los aportes de agua dulce están fuertemente influenciados por la estacionalidad de la precipitación, de manera que sus sedimentos son hipersalinos y con baja concentración de nutrientes, dando como resultado una estructura forestal de ambientes áridos, dominada por *Avicennia germinans*. La laguna costera “La Carbonera” se encuentra en el escenario seco. A escala local, en cada escenario de manglar se pueden observar diferentes tipos ecológicos de manglar definidos por su estructura forestal e hidroperiodo: tipo franja, cuenca, chaparro y petén, algunos de estos tipos estando dominados por una o dos especies de manglar.

Los procesos que generan los patrones de zonación de las especies de manglar no son bien comprendidos (Moore 2006) y varias hipótesis han sido propuestas para explicarlos (Feller y Sitnik 1996). De acuerdo con la hipótesis de Ball (1988): “la especialización fisiológica limita la distribución de especies a ciertas porciones del gradiente donde las condiciones fisicoquímicas difieren”, los patrones de zonación se encuentran generalmente bien correlacionados con la frecuencia y la duración de la inmersión por la marea, que a su vez determinan en gran medida las propiedades fisicoquímicas del suelo (Ball 1988; Moreno-Casasola et al. 2006; Moore 2006).

Las correlaciones entre los patrones de vegetación y las características de marea tienden a ser específicas del sitio (Ball 1988; Feller et al. 2003) porque estos dos factores no se encuentran directamente relacionados. Las características de la marea ejercen su influencia en la vegetación a través de factores intermedios, los cuales pueden ya sea afectar el crecimiento o ser recursos requeridos para el crecimiento. Tales factores incluyen el grado de saturación de agua del suelo, la forma y disponibilidad de nutrientes y la salinidad de la superficie del suelo y del agua intersticial y la carga de sedimentos depositados (Ball 1988; Thampanya et al. 2002; Feller et al. 2003).

Los patrones de distribución de las especies de manglar han sido correlacionados con la salinidad intersticial, el potencial redox del suelo, las concentraciones de sulfuro intersticiales, la textura del suelo y la disponibilidad de nutrientes (Sherman et al. 1998; Krauss et al. 2008; Hoyos 2013). Dada la correlación de la influencia de marea y las variables edáficas con la presencia de determinadas especies de manglar, en el presente capítulo se caracteriza el medio edáfico en el que se establecen *Avicennia germinans* (en una unidad de isla y una tierra adentro) y

Conocarpus erectus (en una unidad tierra adentro) en la laguna costera “La Carbonera”, en el estado de Yucatán, México.

I.1.3.1. Zonas de establecimiento de Avicennia germinans

A. germinans se distribuye a lo largo de las costas del océano Atlántico en América del norte, central y Sudamérica y en la región del Caribe, hallándose desde el sur de los Estados Unidos de América, en Florida, hasta Brasil y hasta Perú a lo largo de las costas del Pacífico. También se distribuye en el área tropical de África desde Mauritania hasta Angola (Louppe et al. 2008; Peña-Chocarro y Knapp 2011).

El mangle *Avicennia germinans* se establece típicamente sobre suelos de bajo contenido de materia orgánica y de amplio espectro granulométrico, de franco arenosos a arcillosos-limosos (Agraz-Hernández et al. 2006; Rzedowski 2006; Fundación Costa de Venezuela 2015). Los bosques costeros conformados por esta especie se desarrollan en suelos sujetos a mareas (por tanto con concentración reducida de oxígeno en ellos) y caracterizados por una salinidad elevada. Los rangos de tolerancia a la salinidad de *A. germinans* son de 0 a 65 ppt (parts per thousand por sus sigas en inglés), con límites de tolerancia hasta 100 ppt (Lugo y Snedaker 1974; Odum et al. 1985; Agraz-Hernández et al. 2006; Peña-Chocarro y Knapp, 2011).

Normalmente crece en el interior del manglar, lejos de los bordes del estero o los canales, en zonas ligeramente más elevadas donde el flujo de la marea es menos aparente. En estos lugares el suelo está cubierto de agua continuamente, pero tan solo por unos pocos centímetros, o son inundados por mareas pocas veces al año. De acuerdo con Thom (1967) en un estudio de manglares de Tabasco, *A. germinans*, en lagunas costeras se establece bajo un rango amplio de condiciones de sustrato e influencia de marea, desde planices lodozas (marismas) activas o inactivas, hasta líneas de costa expuesta y playas activas o inactivas.

I.1.3.2. Zonas de establecimiento de Conocarpus erectus

C. erectus se distribuye a lo largo de la costa, desde México hasta Panamá, Antillas, América del sur hasta Ecuador y la porción tropical del oeste de África (Agraz-Hernández et al. 2007; Peña-Chocarro y Knapp 2011).

C. erectus se halla principalmente en costas y estuarios o lagunas costeras de aguas tranquilas, en suelos alcalinos y sedimentarios de arcilla y limo (Agraz-Hernández et al. 2007) o franco arenosos (Cortés-Castillo y Rangel 2011). Esta especie se desarrolla en zonas que se encuentran afuera de la influencia de las mareas u ocasionalmente en condiciones de inmersión del suelo (en aguas someras y fangosas o salobres) (Carter 1973; Medina 1999; Rzedowski 2006; Agraz-Hernández et al. 2007), pero en donde las aguas del mar se han diluido por filtración de agua dulce (en el caso de existir influencia de escurrimientos de agua superficiales) (Flores y Espejel 1994) y bajo concentraciones de salinidad elevada. El intervalo de tolerancia la salinidad de *C. erectus* se encuentra entre 0 y 90 ppt (Medina, 1999; Agraz-Hernández et al. 2007) aunque generalmente se le halla en sitios con salinidades menores que aquellos en los que se establece *A. germinans* (Rzedowski 2006). *C. erectus* puede acumular grandes cantidades de NaCl en sus hojas, particularmente durante la temporada seca (Medina 1999).

C. erectus posee menos adaptaciones para soportar la inundación y la salinidad que otras especies de mangle, por ello se establece tierra adentro, en la parte más alta y arenosa del manglar (Medina 1999; Agraz-Hernández et al. 2007; Moreno-Casasola e Infante 2009). De este modo, *C. erectus* se establece justo en el punto donde termina la influencia de la salinidad y de la marea, pero en estas zonas, la salinidad aún impide que árboles de otras especies se establezcan (Thom 1967; Carter 1973; Ellison y Farnsworth 1996).

I.2. OBJETIVO

Determinar las variables edáficas correlacionadas con la presencia de *A. germinans* y de *C. erectus* en los sitios de estudio y la variación estacional de las mismas en temporada de lluvias y de sequía.

I.3. HIPÓTESIS

En la laguna costera “La Carbonera”, *A. germinans* se halla en islotes rodeados por agua y en el borde de la laguna recibiendo influencia de la marea. *C. erectus* se encuentra en el borde de la laguna en una zona aledaña al matorral de duna costera. Dados los sitios particulares en los que se localizan estas especies en “La Carbonera”, se espera que la presencia de *A. germinans*, en comparación con la de *C. erectus*, se halle relacionada con mayor contenido de humedad, de limo, materia orgánica y nutrimentos en el suelo, así como mayor concentración de salinidad. Se espera que el contenido de humedad sea mayor en la unidad de isla de *A. germinans* con respecto a la de tierra adentro y que el ambiente edáfico presente condiciones más reductoras ante la escasez de oxígeno.

Se espera que los valores de las variables edáficas (exceptuando la textura y la densidad real de las partículas, de las que se espera escasa variación) se modifiquen de acuerdo a la temporada en la que fueron registradas. Se espera que, en comparación con la temporada de sequía, el contenido de humedad, materia orgánica y nutrimentos (fósforo, potasio y nitrógeno), en particular el amonio, sea mayor en la temporada de lluvias; asimismo se esperan valores de potencial redox más bajos en tal temporada. Se espera que la concentración de salinidad en la temporada de lluvias sea menor y que el pH sea más ácido en respuesta al aumento de precipitación y descomposición de materia orgánica.

I.4. MATERIALES Y MÉTODOS

I.4.1. Muestreo y análisis de suelo

En cada una de las unidades de estudio “isla de *A. germinans*” y “*A. germinans* tierra adentro” se seleccionaron al azar y geoposicionaron 20 individuos de mangle de esta especie. Del mismo modo, en la unidad “*C. erectus* tierra adentro” se seleccionaron y geoposicionaron 20 individuos pertenecientes a tal especie. De la rizósfera de cada uno de los individuos se tomaron 50 g de suelo para llevar a cabo análisis de parámetros edáficos. En cada unidad se realizaron dos colectas: una en temporada de lluvias (julio de 2012) y otra a finales de la temporada de sequía (junio de 2013). Cinco días antes de la colecta de temporada de sequía de 2013 comenzaron las lluvias en el estado de Yucatán.

Los parámetros edáficos evaluados en el suelo rizosférico de los mangles y la metodología que se llevó a cabo para ello, se mencionan a continuación. La textura del suelo (procedimiento AS-09, método Bouyoucos), el contenido de materia orgánica (procedimiento AS-07, método Walkley y Black), la densidad real de las partículas (procedimiento AS-04 método del picnómetro), el pH (procedimiento AS-02, método electrométrico), la conductividad eléctrica (Procedimiento AS-16, obtención del extracto de saturación por succión de vacío de la pasta de saturación y conductividad eléctrica por medio de AS-18; posteriormente transformada a partes por mil ppt de salinidad de acuerdo con el Departamento de Agricultura, Pesquerías y Silvicultura del Gobierno de Queensland 2012), contenido de nitrógeno total (procedimiento AS-25, procedimientos de digestado), contenido de amonio y de nitratos (procedimiento AS-08, método micro-Kjeldahl) y el contenido de fósforo disponible (procedimiento AS-11, método Olsen) fueron determinados de acuerdo a la NOM-021-SEMARNAT-2000. El contenido de humedad del suelo fue determinado con el método gravimétrico de acuerdo a Brady y Weil (2008); el potencial redox fue determinado de acuerdo al procedimiento de Patrick et al. (1996); y el contenido de potasio disponible fue determinado por flamometría.

Los análisis de suelo fueron llevados a cabo por el Dr. Héctor Estrada Medina en el Laboratorio de análisis de suelos, plantas y agua, en el Campus de Ciencias Biológicas y agropecuarias (CCBA) de la Universidad Autónoma de Yucatán.

I.4.2. Análisis estadísticos

La distribución de los datos obtenidos de los análisis de suelo fue evaluada con la prueba Kolmogorov-Smirnov con el paquete estadístico SigmaStat versión 3.5 (2006). Dado que los datos no cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza, se llevaron a cabo pruebas de U de Mann-Whitney con la finalidad de determinar si existían diferencias significativas entre las variables edáficas, en las diferentes temporadas de colecta y entre las unidades de muestreo. Esto se llevó a cabo con el paquete estadístico STATISTICA versión 8.0 (1984-2007).

Con el fin de determinar con cuáles variables se encontraba relacionada la presencia de una u otra especie de mangle estudiada, se llevó a cabo un análisis de componentes principales con los datos obtenidos en ambas colectas y de las tres unidades de muestreo, con el paquete estadístico PC-ORD versión 5.10 (1991-2006).

I.5. RESULTADOS

El suelo rizosférico de *A. germinans* en la unidad “**isla**”, con 59% de humedad, de acuerdo con Brady y Weil (2008) se considera un suelo inundado. De acuerdo con la NOM-021-SEMARNAT-2000 y Patrick et al. (1996), el sustrato es medianamente alcalino; de ambiente altamente reducido (lluvias) y reducido (sequía); de moderadamente salino (lluvias) a fuertemente salino (sequía); de textura arenosa y con el menor peso de partículas de las tres unidades al poseer un mayor porcentaje de limo que las otras dos y contenido alto de materia orgánica; con concentración baja de potasio disponible (K); concentración alta de fósforo disponible (P); nitrógeno total (N) muy alto, del cual el contenido de amonio (NH_4^+) y de nitrato (NO_3^-) fueron altos (cuadro I.5.1).

El suelo rizosférico de *A. germinans* **tierra adentro**, de acuerdo con la NOM-021-SEMARNAT-2000 y Patrick et al. (1996), es medianamente alcalino, de ambiente reducido, salino, siendo el más salino de los sitios en la temporada de lluvias y el menos salino en temporada de sequía; de textura arenosa; con concentración muy baja de potasio disponible; concentración alta (lluvias) y media (sequía) de fósforo disponible; nitrógeno total bajo, del cual el contenido de amonio y de nitratos fueron altos; y contenido medio de materia orgánica (cuadro I.5.1).

El suelo rizosférico de *C. erectus* **tierra adentro** presentó el menor contenido de humedad de las tres unidades y de acuerdo con la NOM-021-SEMARNAT-2000 y Patrick et al. (1996), es medianamente alcalino; de ambiente reducido (temporada de lluvias) y moderadamente reducido (temporada de sequía); de ligeramente salino (lluvias) a salino (sequía); de textura arenosa y con el mayor peso de partículas de las tres unidades de muestreo, al ser el que presentó mayor porcentaje de arena, menor porcentaje de limo y concentración media de materia orgánica; con concentración muy baja de potasio disponible; concentración media (lluvias) y muy baja (sequía) de fósforo disponible; concentración baja de nitrógeno total, del cual el nitrato representó un contenido alto y el amonio alto en lluvias y bajo en sequía (cuadro I.5.1).

Cuadro I.5.1. Comparación de los valores promedio de las variables evaluadas en suelo rizosférico de *A. germinans* y *C. erectus*.

Temporada	Unidad	Humedad (%)	pH	PR (mV)	CE ($\mu\text{S/cm}$)	Salinidad (ppt)	DR (g/cm^3)	K (cmol/kg)	P (mg kg)	NH ₄ ⁺ (mg/kg)	NO ₃ ⁻ (mg/kg)	N (%)	MO (%)	Arena (%)	Limo (%)
Lluvias	Isla de <i>A. germinans</i>	59.2 ±0.5 a	7.61 ±0.04 b	-386.4 ±5.90 b	2782.30 ±58.18 b	1.67 ±0.04 b	1.92 ±0.02 b	0.31 ±0.01 a	16.75 ±1.41 a	157.71 ±16.71 a	42.13 ±2.41 a	0.46 ±0.01 a	13.00 ±0.40 a	95.34 ±0.29 b	3.97 ±0.29 a
	<i>A. germinans</i> tierra adentro	23.9 ±1.4 b	7.92 ±0.05 a	33.88 ±9.92 a	7128.55 ±550.02 a	4.28 ±0.33 a	2.10 ±0.02 a	0.20 ±0.02 b	7.73 ±0.75 b	79.87 ±7.44 b	42.82 ±1.94 a	0.06 ±0.00 b	3.34 ±0.16 b	99.53 ±0.08 a	0.40 ±0.08 b
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	8.2 ±1.1 c	7.88 ±0.06 a	33.05 ±4.03 a	1859.01 ±255.31 c	1.12 ±0.15 c	2.11 ±0.02 a	0.05 ±0.01 c	7.65 ±0.90 b	49.07 ±3.98 c	41.10 ±1.27 a	0.05 ±0.00 c	2.67 ±0.21 b	99.74 ±0.06 a	0.10 ±0.04 c
	Isla de <i>A. germinans</i>	59.8 ±0.1 a	8.00 ±0.03 b	10.02 ±4.27 c	144224.00 ±11699.47 a	86.53 ±7.02 a	1.76 ±0.04 b	0.25 ±0.01 a	9.44 ±2.31 a	58.65 ±5.34 a	40.67 ±5.67 b	0.33 ±0.02 a	10.93 ±0.62 a	94.66 ±0.50 c	5.08 ±0.48 a
	<i>A. germinans</i> tierra adentro	25.4 ±1.5 b	8.42 ±0.06 a	43.97 ±5.95 b	7426.50 ±11.68 c	4.46 ±0.01 c	2.08 ±0.05 a	0.15 ±0.01 b	5.69 ±0.44 a	16.65 ±1.98 b	44.68 ±3.40 ab	0.09 ±0.00 b	2.42 ±0.18 b	99.80 ±0.05 b	0.16 ±0.03 b
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	13.2 ±0.9 c	7.86 ±0.05 b	112.31 ±7.98 a	11069.05 ±1600.24 b	6.64 ±0.96 b	2.18 ±0.02 a	0.05 ±0.01 c	3.50 ±0.53 b	1.78 ±0.94 c	46.69 ±3.30 a	0.07 ±0.01 c	1.91 ±0.15 c	99.93 ±0.04 a	0.01 ±0.01 c

± = error estándar. Las letras debajo de cada error estándar señalan dentro de cada temporada cuáles sitios presentaron diferencias significativas entre si con la prueba U Mann-Whitney (letras iguales = no hay diferencias significativas $p > 0.05$; letras diferentes = hay diferencias significativas $p \leq 0.05$) (Estadísticos de contraste de la prueba presentados en el cuadro I.5.2.); Humedad = Contenido de humedad del suelo; PR = Potencial Redox; CE = Conductividad eléctrica; DR = Densidad real del suelo; MO = Materia orgánica; Arena = contenido de arena; Limo = contenido de limo.

Cuadro I.5.2. Estadísticos de contraste de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables edáficas en cada temporada de muestreo, entre unidades de colecta.

V	T	A vs B			B vs C			A vs C			V	T	A vs B			B vs C			A vs C		
		U	Z	p	U	Z	p	U	Z	p			U	Z	p	U	Z	p	U	Z	p
Hum	Lluvias	0.0	5.421	*	5.5	5.266	*	0.0	5.422	*	P	Lluvias	32.0	4.544	*	197.0	-0.081	n.s.	37.0	4.410	*
	Sequía	0.0	5.414	*	19.0	4.909	*	0.0	5.421	*		Sequía	176.0	0.650	n.s.	92.0	2.921	*	82.0	3.192	*
pH	Lluvias	57.0	-3.870	*	181.5	0.500	n.s.	96.5	-2.801	*	NH ₄ ⁺	Lluvias	68.0	3.571	*	83.0	3.165	*	13.0	5.059	*
	Sequía	24.5	-4.750	*	19.0	4.897	*	132.5	1.827	n.s.		Sequía	16.5	4.964	*	25.0	4.817	*	0.0	5.484	*
PR	Lluvias	0.0	-5.410	*	166.5	-0.906	n.s.	0.0	-5.410	*	NO ₃ ⁻	Lluvias	171.5	-0.773	n.s.	169.5	0.828	n.s.	185.5	-0.394	n.s.
	Sequía	50.0	-4.058	*	24.0	-4.760	*	0.0	-5.410	*		Sequía	146.0	-1.463	n.s.	180.0	-0.543	n.s.	126.5	-1.992	*
CE	Lluvias	20.0	-4.870	*	14.0	5.031	*	93.5	2.881	*	N	Lluvias	0.0	5.450	*	126.5	2.081	*	0.0	5.458	*
	Sequía	20.0	4.873	*	112.5	-2.370	*	16.0	4.977	*		Sequía	0.0	5.443	*	83.0	3.364	*	0.0	5.480	*
Sal	Lluvias	20.0	-4.870	*	14.0	5.016	*	93.5	2.881	*	MO	Lluvias	0.0	5.410	*	128.0	1.948	n.s.	0.0	5.410	*
	Sequía	20.0	4.873	*	112.5	-2.370	*	16.0	4.977	*		Sequía	0.0	5.410	*	103.0	2.624	*	0.0	5.410	*
DR	Lluvias	16.5	-5.030	*	190.5	-0.262	n.s.	18.5	-4.961	*	Ar	Lluvias	0.5	-5.410	*	135.0	-1.789	n.s.	0.0	-5.427	*
	Sequía	50.5	-4.049	*	131.0	-1.870	n.s.	8.5	-5.184	*		Sequía	8.5	-5.227	*	117.5	-2.682	*	2.5	-5.563	*
K	Lluvias	42.0	4.278	*	17.5	4.956	*	0.0	5.426	*	Li	Lluvias	0.5	5.412	*	93.0	3.060	*	0.0	5.513	*
	Sequía	37.0	4.415	*	22.5	4.814	*	0.0	5.416	*		Sequía	8.0	5.248	*	88.0	3.673	*	0.5	5.713	*

Tamaño de muestra = 20; A = Isla de *A. germinans*; B = *A. germinans* tierra adentro; C = *C. erectus* tierra adentro; V = variable; Hum = contenido de humedad; PR = potencial redox; CE = conductividad eléctrica; sal = salinidad; DR = densidad real de las partículas; MO = contenido de materia orgánica; Ar = contenido de arena; Li = contenido de limo; * = $p \leq 0.05$; n.s. = $p > 0.05$; (Rangos en el cuadro A.1, en la sección de anexos).

Cuadro I.5.3. Estadísticos de contraste de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables edáficas en cada sitio, entre la temporada de lluvias y la de sequía.

Variable	Unidad	U	Z	p	Variable	Unidad	U	Z	p
Humedad	Isla de <i>A. germinans</i>	162.5	-1.014	n.s.	P	Isla de <i>A. germinans</i>	64.0	3.679	*
	<i>A. germinans</i> tierra adentro	190.0	-0.271	n.s.		<i>A. germinans</i> tierra adentro	124.0	0.040	*
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	82.0	-3.192	*		<i>C. erectus</i> tierra adentro	68.0	3.571	*
pH	Isla de <i>A. germinans</i>	10.0	-5.143	*	NH ₄ ⁺	Isla de <i>A. germinans</i>	37.0	4.410	*
	<i>A. germinans</i> tierra adentro	21.0	-4.844	*		<i>A. germinans</i> tierra adentro	1.0	5.383	*
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	194.0	0.162	n.s.		<i>C. erectus</i> tierra adentro	0.0	5.484	*
PR	Isla de <i>A. germinans</i>	0.0	-5.410	*	NO ₃ ⁻	Isla de <i>A. germinans</i>	118.0	2.222	*
	<i>A. germinans</i> tierra adentro	136.0	-1.731	n.s.		<i>A. germinans</i> tierra adentro	191.0	0.244	n.s.
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	6.0	-5.248	*		<i>C. erectus</i> tierra adentro	162.0	0.303	n.s.
CE	Isla de <i>A. germinans</i>	0.0	-5.410	*	N	Isla de <i>A. germinans</i>	31.0	4.583	*
	<i>A. germinans</i> tierra adentro	178.0	-0.596	n.s.		<i>A. germinans</i> tierra adentro	40.0	-4.376	*
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	29.0	-4.626	*		<i>C. erectus</i> tierra adentro	85.0	-3.171	*
Salinidad	Isla de <i>A. germinans</i>	0.0	-5.411	*	MO	Isla de <i>A. germinans</i>	105.0	2.570	*
	<i>A. germinans</i> tierra adentro	178.0	-0.596	n.s.		<i>A. germinans</i> tierra adentro	57.0	3.868	*
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	29.0	-4.626	*		<i>C. erectus</i> tierra adentro	103.0	2.624	*
DR	Isla de <i>A. germinans</i>	91.5	2.965	*	Arena	Isla de <i>A. germinans</i>	147.5	1.423	n.s.
	<i>A. germinans</i> tierra adentro	182.0	0.491	n.s.		<i>A. germinans</i> tierra adentro	109.5	-2.515	*
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	141.5	-1.582	n.s.		<i>C. erectus</i> tierra adentro	95.0	-3.085	*
K	Isla de <i>A. germinans</i>	85.0	3.113	*	Limo	Isla de <i>A. germinans</i>	126.0	-2.005	*
	<i>A. germinans</i> tierra adentro	139.0	1.653	n.s.		<i>A. germinans</i> tierra adentro	120.0	2.243	*
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	185.0	0.408	n.s.		<i>C. erectus</i> tierra adentro	139.0	2.370	n.s.

Tamaño de muestra = 20; Humedad = contenido de humedad; PR = potencial redox; CE = conductividad eléctrica; DR = densidad real de las partículas; MO = contenido de materia orgánica; Arena = contenido de arena; Limo = contenido de limo; * = $p \leq 0.05$; n.s. = $p > 0.05$ (Rangos en el cuadro A.2, en la sección de anexos).

La prueba U de Mann-Whitney mostró diferencias significativas entre unidades de muestreo para todas las variables edáficas en ambas temporadas (exceptuando NO_3^- en temporada de lluvias) (cuadros I.5.1, I.5.2 y A.1). En la unidad “isla de *A. germinans*” todas las variables presentaron diferencias significativas entre temporadas, excepto el contenido de humedad (cuadros I.5.3 y A.2). En la unidad “*A. germinans* tierra adentro” las variables edáficas que presentaron diferencias significativas entre temporadas fueron el pH, el P, el NH_4^+ , el N, el contenido de materia orgánica y el contenido de arena y de limo (cuadros I.5.3 y A.2). En la unidad “*C. erectus* tierra adentro” las variables que presentaron diferencias significativas fueron el contenido de humedad, el potencial redox, la conductividad eléctrica, la salinidad, el P, el NH_4^+ , el N, el contenido de materia orgánica y el contenido de arena (cuadros I.5.3 y A.2).

Los resultados del análisis de componentes principales (71.56% de varianza explicada por los dos primeros ejes) se presentan en el cuadro I.5.4. En el diagrama de ordenación arrojado por el análisis (Fig. I.5.1), se observa que los datos se ordenan en tres grupos, dos de ellos correspondientes a la unidad “isla de *A. germinans*” en temporada de lluvias y de sequía y el otro grupo correspondiente a las unidades tierra adentro, donde, aunque los datos se organizan en un gradiente según la unidad y la temporada de colecta (Fig. I.5.2), no se separan con claridad.

Las variables con los valores más altos de correlación para el eje 1 fueron el contenido de humedad, de nitrógeno total, de materia orgánica, de arena, de limo y de potasio en el suelo (cuadro I.5.4). En la figura I.5.1 se observa cómo la unidad de muestreo de isla y las de tierra adentro se separan con respecto al gradiente de estas variables. En la unidad “isla de *A. germinans*” se registraron los valores más altos de contenido de limo, contenido de humedad, materia orgánica, K, N, P y NH_4^+ , así como los valores más bajos de densidad real y potencial redox (cuadro I.5.1).

El pH fue más básico en la unidad “*A. germinans* tierra adentro”. En la temporada de sequía el sitio con mayor contenido de NO_3^- fue la unidad de *C. erectus*, seguida de la de “*A. germinans* tierra adentro” y finalmente “isla de *A. germinans*” con el menor contenido (en la temporada de lluvias las diferencias no fueron significativas). En temporada de lluvias los valores más altos de conductividad eléctrica y salinidad fueron registrados en las unidades conformadas por *A. germinans* y los valores más bajos en temporada de sequía en las unidades ubicadas tierra adentro (cuadro I.5.1).

Cuadro I.5.4. Eigenvalores y porcentaje de variación explicado por el análisis de componentes principales y las correlaciones de Pearson entre las variables ambientales y los tres ejes canónicos.

	Eje 1	Eje 2
Eigenvalores	7.47	2.55
% de varianza explicada	53.35	18.21
% de varianza explicada acumulada	53.35	71.56
Correlaciones:		
Humedad	-0.95	-0.08
pH	0.33	-0.50
Potencial redox	0.72	-0.62
Conductividad eléctrica	-0.55	-0.77
Densidad real de las partículas	0.71	0.35
Potasio disponible	-0.83	0.12
Fósforo disponible	-0.52	0.44
Amonio	-0.64	0.51
Nitratos	0.12	0.13
Nitrógeno total	-0.95	0.17
Contenido de materia orgánica	-0.95	0.12
Contenido de arena	0.91	0.17
Contenido de limo	-0.90	-0.22
Salinidad	-0.55	-0.77

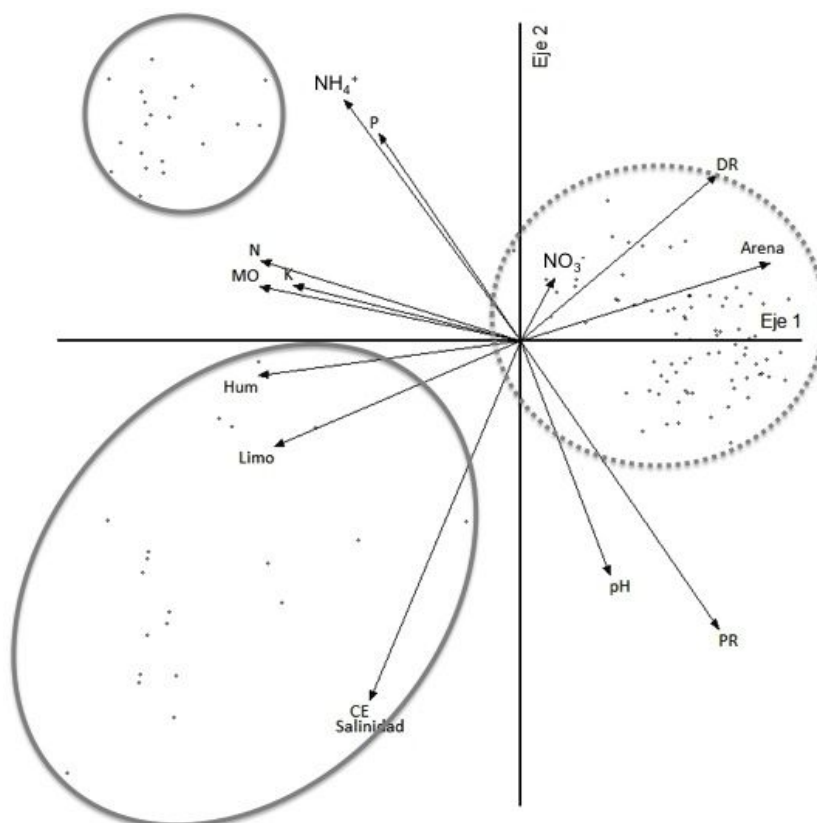


Figura I.5.1. Ordenación obtenida del Análisis de Componentes Principales de las variables edáficas (representadas con flechas) analizadas en las tres unidades de muestreo.

Círculo de línea punteada (a la derecha) = agrupación de los puntos de colecta correspondientes a las unidades *A. germinans* tierra adentro y *C. erectus* tierra adentro. Círculos de línea sólida (a la izquierda) = agrupación de los puntos correspondientes a la unidad isla de *A. germinans* (arriba del eje 1 se agrupan los datos correspondientes a la temporada de lluvias y debajo los de la temporada de sequía). Abreviaturas: Humedad = contenido de humedad del suelo, PR = potencial redox, CE = conductividad eléctrica, DR = densidad real de las partículas, MO = materia orgánica.

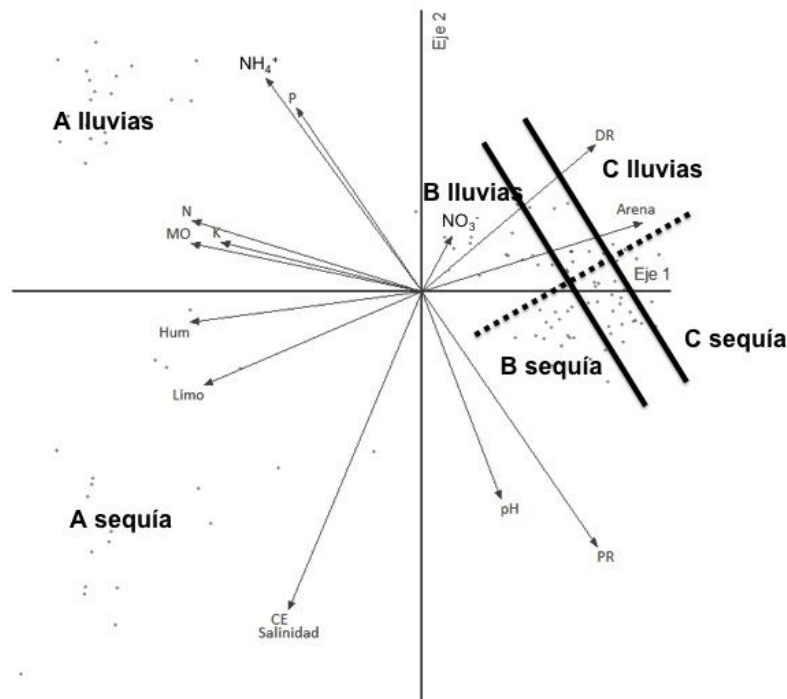


Figura I.5.2. Ordenación obtenida del Análisis de Componentes Principales de las variables edáficas (representadas con flechas) analizadas en las tres unidades de muestreo; distribución de los datos dentro del grupo de tierra adentro.

A = isla de *A. germinans*; B = *A. germinans* tierra adentro; C = *C. erectus* tierra adentro. La línea punteada indica la división de los datos por temporada de muestreo, estando los correspondientes a la temporada de lluvias por encima de la línea y aquellos de la temporada de sequía por debajo de ella. Las líneas sólidas marcan el gradiente en el que se distribuyen los datos de la unidad de *A. germinans* tierra adentro y la de *C. erectus* tierra adentro. El área entre las líneas sólidas indica el área en la que se distribuyen datos tanto de *A. germinans* como de *C. erectus* en la agrupación de tierra adentro. Abreviaturas: Humedad = contenido de humedad del suelo, PR = potencial redox, CE = conductividad eléctrica, DR = densidad real de las partículas, MO = materia orgánica.

I.6. DISCUSIÓN

Las tres comunidades de manglar estudiadas en la laguna costera “La Carbonera” pertenecen al tipo fisonómico de manglar denominado “de borde” o “franja”, típicamente ubicado en líneas de costa (unidades tierra adentro) e islas (unidad de isla) protegidas en lagunas costeras, estuarios y bahías (de acuerdo con Flores y Carbajal 1994 y con la definición de Lugo y Snedaker 1974, ampliado por Agraz-Hernández et al. 2006). En este tipo de manglar se observa la zonación de especies clásica: *Rizophora mangle* y/o *Laguncularia racemosa* y hacia tierra adentro *Avicennia germinans* y posteriormente *Conocarpus erectus*. Dentro del área de las unidades tierra adentro de “La Carbonera” se observaban algunos individuos de *L. racemosa* mezclados con *A. germinans* (esta especie predominando), posteriormente sólo *A. germinans* (éstas dos zonas inundables) y más hacia tierra adentro (en una zona no inundable) *C. erectus*, cumpliendo con la zonación clásica observada en los manglares de borde.

En la temporada de sequía se registraron valores más altos de contenido de humedad que en la temporada de lluvias. En la península de Yucatán, la temporada de sequía (marzo-mayo) es seguida por la temporada de lluvias (junio-octubre) (Herrera-Silveira 1994; Cervera et al. 2007). Cinco días antes de la colecta de sequía de 2013 comenzaron las lluvias y dado que el contenido de humedad en el suelo se refiere a la cantidad de agua que se halla en cada posición de éste en un momento determinado (Porta et al. 1999), los valores de humedad reportados reflejan la influencia de tal precipitación.

En la temporada de sequía, en comparación con la de lluvias, los valores de potencial redox reflejaron un ambiente más oxidado, la salinidad fue más elevada y el contenido de potasio disponible, fósforo disponible, de amonio y de materia orgánica fueron menores, lo cual corresponde con las hipótesis planteadas; sin embargo, los análisis de varianza mostraron que no todas las variables presentaron diferencias significativas entre colectas. Esto pudiera estar reflejando un estado intermedio de cambio en el ambiente edáfico de la temporada de sequía a la temporada de lluvias.

Los manglares estudiados en la laguna costera “La Carbonera” se establecen sobre suelos arenosos, lo que corresponde con el tipo de sustrato en el que se reporta a ambas especies (Agraz-Hernández et al. 2007; Cortés-Castillo y Rangel 2011; Fundación Costa de Venezuela 2015) y con el tipo de suelo en el que se desarrollan los manglares de borde en Yucatán (Flores y Carbajal 1994). Los manglares de la laguna costera “La Carbonera” se encuentran establecidos sobre suelos sin contenido de arcilla, esto se debe a que el material basal o roca madre de la península de Yucatán está constituido por arenisca calcárea, con o sin material conchífero en el cordón litoral y vastos territorios cubiertos de margas calizas y calcíferas con inclusiones de dolomitas, óxido de hierro y arcillas de origen volcánico sólo hacia el interior de la península (Flores y Carbajal 1994).

Los análisis de varianza indicaron que las diferencias en los valores de densidad real (excepto en *A. germinans* tierra adentro), porcentaje de arena (excepto en isla de *A. germinans*) y de limo (sólo en la unidad de *C. erectus*) entre temporadas fueron significativos. Aún cuando la naturaleza de las partículas del suelo varía poco a lo largo del tiempo (Porta et al. 1999), la distribución de los sedimentos en los manglares se encuentra controlada en un grado considerable por las olas y la energía de la corriente, de modo que la textura del suelo en este tipo de ecosistemas pueden variar en cierta medida debido a la sedimentación producto de la marea (Fundación Costa de Venezuela 2015; Hoyos 2013). Las líneas de costa de baja energía, acumulan sedimentos de grano fino tales como lodos y limos, y líneas de costa de mayor energía (mayor acción de las olas o mayores velocidades de la corriente) se caracterizan por la presencia de sedimentos arenosos (Fundación Costa de Venezuela 2015). En la península de

Yucatán, el oleaje es de baja energía y muy débil para generar corrientes de playa que muevan considerables volúmenes de sedimentos; sin embargo, durante la temporada de huracanes (agosto-septiembre) y de nortes (octubre-febrero) puede ocurrir el acarreo de sedimento de este a oeste (Capurro 2002). En la unidad de *C. erectus* se registraron diferencias significativas en la densidad real de las partículas y la textura del suelo, esta variación podría deberse al movimiento de las partículas producto de la precipitación y escorrentía producto de los huracanes y nortes durante el año 2012.

Las tres unidades de muestreo poseen un pH dentro del rango medianamente alcalino, coincidiendo con Reyes (1996), quien establece que la vegetación halófila es frecuentemente encontrada en suelos alcalinos. Por otro lado, el contenido de limo del suelo (como lo registrado en las tres unidades de estudio) está relacionado con valores de pH con tendencia a la alcalinidad (Richardson y Vepraskas 2001). Los valores de pH registrados pueden ser un reflejo de los lentos procesos de generación de materia orgánica en los sitios muestreados. El proceso de degradación del mantillo, que resulta en la formación de materia orgánica, tiende a acidificar el suelo por la liberación de ácidos durante la hidrólisis de los taninos y de la pirita, que libera Fe_2^+ ; de tal modo que los suelos con alto contenido de materia orgánica (como los manglares que forman turberas, e.g. *Rizophora mangle*) tienden a presentar pH ácidos (D'Souza y Felinov 2013b) y valores más alcalinos se hallan relacionados con una producción menor de materia orgánica.

El contenido de materia orgánica en las tres unidades fue mayor en la temporada de lluvias. Tal como menciona Aguilera (1989), a medida que se incrementa la precipitación hay aumento de la cantidad de materia orgánica de los suelos. Por otro lado, los diferentes tipos de bosque de manglar (e.g. de barrera, de cuenca, achaparrados, etc.) representan un amplio rango de energía hidrológica, fisionomía, productividad de los árboles (McKee 2011) y por tanto producción diferencial de mantillo (hojas, ramas, propágulos, brácteas, flores y excremento de insectos que caen del árbol; Odum et al. 1985). El suelo de las unidades de estudio, de acuerdo con los valores de referencia de la densidad real, se encuentran dentro del rango de suelos minerales (Porta et al. 1999), al contener menos del 16% de materia orgánica (SEMARNAT 2000). De acuerdo con Flores y Espejel (1994), los suelos del manglar de franja en Yucatán poseen poca materia orgánica debido a que la hojarasca es arrastrada por las corrientes provocadas por el flujo de la marea. La acumulación de mantillo en los manglares del Caribe puede variar sustancialmente dependiendo de las tasas de caída de hojarasca, consumo por parte de macrodetritívoros, las tasas de descomposición microbiana y de la irrigación de la marea (McKee 2011). Aunque los mangles se establecen en sedimentos con poco contenido orgánico (menos de 1% de materia orgánica), los valores típicos en los sedimentos de manglar se encuentran en el intervalo de 10 a 20% de materia orgánica debido al aporte de mantillo de tales especies (Odum et al. 1985), valores que coinciden con lo registrado en “La Carbonera”.

El crecimiento de los mangles es mantenido principalmente por la toma de amonio (Reef et al. 2010), pues es la principal forma de nitrógeno inorgánico en el suelo del manglar. De acuerdo con los resultados del presente estudio, el amonio en los mangles de “La Carbonera” se encuentra en mayor proporción que el nitrato, excepto para las unidades tierra adentro en la temporada de sequía. Durante la sequía, la cantidad de agua retenida en el suelo es escasa o nula dada la ausencia de lluvias, y en tales unidades, en comparación con la unidad de isla, el contenido de agua es menor dada la textura del suelo y su hidrología, resultando en un ambiente más oxidado. Por tanto, las transformaciones que conducen a la producción de nitrato (NO_3^-) en las unidades tierra adentro y en la temporada de sequía son mayores que las que conducen a la producción

de amonio (NH_4^+) (Kathiresan, 2014; Moore 2006). Tal patrón coincide con lo reportado por Boto y Wellington (1984).

En la temporada de sequía se registraron valores más bajos de fósforo disponible (niveles medios en *A. germinans* y bajos en *C. erectus*) con respecto a la temporada de lluvias (niveles altos en la unidad de isla y medios en las unidades tierra adentro). Herrera-Silveira y Cortes (2007) encontraron que, desde el punto de vista hidrológico, algunas lagunas costeras del estado de Yucatán son ricas en nitratos y silicatos, pero pobres en fosfatos. Saberi (1992) sugirió que el fósforo puede ser limitante durante la temporada de sequía aún estando presente en altas concentraciones, debido a la inhibición de la toma de fósforo debida a la salinidad. En suelos minerales, como los del presente estudio, la mayor parte del fósforo puede hallarse unido a minerales que contengan aluminio, hierro, calcio o magnesio (Richardson y Vepraskas 2001), siendo la fracción disponible reducida. El fósforo podría ser un elemento limitante para las especies de manglar en las unidades tierra adentro (sobre todo para *C. erectus*) en la temporada de sequía. Dado que los niveles de nitrógeno total registrados son bajos, podría éste ser también un elemento limitante para las especies de manglar estudiadas en La Carbonera.

Una elevada concentración de sodio en el suelo puede interferir con la toma de potasio (Yates et al. 2002). Algunos suelos de manglar, como los estudiados en el presente trabajo (concentración baja en la unidad de isla y muy baja en las de tierra adentro) son bajos en potasio. La limitación de potasio puede contribuir a una floración y producción de semillas disminuidas en algunas áreas de manglar (Yates et al. 2002). Los manglares de La Carbonera podrían también hallarse limitados por una escasez del potasio disponible.

Las salinidades registradas en el sedimento de las unidades de estudio se hallan dentro de los límites de tolerancia a la salinidad reportados para ambas especies de manglar (100-120ppm; Lugo y Snedaker 1974; Medina 1999; Agraz-Hernández et al. 2006; Peña-Chocarro y Knapp 2011), por lo que se descarta que en estas comunidades se encuentren bajo estrés salino.

I.6.1. *Avicennia germinans* en isla y tierra adentro

Las características de ubicación, influencia de la marea y textura de ambas unidades de *A. germinans* coinciden con las zonas en las que se ha registrado el establecimiento de esta especie (Medina 1999; Agraz-Hernández et al. 2007 y Moreno-Casasola e Infante 2009). De acuerdo al análisis de componentes principales, la unidad de isla fue diferente de las de tierra adentro en cuanto a las variables edáficas evaluadas, estas diferencias se atribuyen a la ubicación de ambas zonas con respecto a la influencia de la marea y en segundo término a la textura y el contenido de materia orgánica en el suelo en cada unidad.

La unidad “isla de *A. germinans*” se encuentra rodeada por agua de la laguna y con canales dentro de ella (Figuras 2 y 3), y la unidad “*A. germinans* tierra adentro” se encuentra en el borde de la laguna (Figuras 2 y 4) con influencia de agua marina hacia tierra adentro. De acuerdo con la definición de Lugo y Snedaker 1974, ampliado por Agraz-Hernández et al. (2006) las líneas de costa se caracterizan por presentar mayores elevaciones con respecto a la altura media del mar que las islas, esto determina en cierta medida el grado de influencia que la marea ejerce en el sustrato (nivel y frecuencia de inundación y tiempo de permanencia del agua).

De acuerdo con Odum et al. (1985), la ubicación de las distintas especies de manglar en la zona intermareal se relaciona con las variaciones locales, en respuesta a diferencias localizadas en el tipo de sustrato y su elevación, el nivel del mar y una variedad de otros factores. Dentro de estos otros factores, los dos más importantes son

la textura y el contenido de materia orgánica (Porta et al. 1999). Los valores de textura y contenido de materia orgánica, estadísticamente diferentes entre la unidad de isla y la de tierra adentro de *A. germinans*, sugieren que estos factores podrían determinar, aún que en mucho menor grado que el hidroperiodo, el contenido de humedad presente en el suelo de cada una de las unidades. Las arenas aumentan el tamaño de los espacios de los poros entre las partículas, facilitando de esta manera el movimiento del aire y del agua de drenaje (Aguilera 1989; Brady y Weil 2008), por otro lado, suelos con mayor contenido de limo (como lo es la unidad de “isla de *A. germinans*) acumulan el agua durante periodos más prolongados de tiempo que sitios con contenido menor de este tipo de partículas (Brady y Weil 2008). Así mismo, la materia orgánica posee gran capacidad de retención de agua (Brady y Weil 2008; Dorronsoro 2012).

En el sustrato de *A. germinans* de la unidad de isla se registraron los valores más bajos de potencial redox, lo que refleja un ambiente más reductor que el del sustrato donde se establece la misma especie tierra adentro. De acuerdo con Feller y Sitnik (1996), los sedimentos de grano fino son usualmente los más reducidos, mientras que los que presentan textura más gruesa, como la propiciada por las arenas, son más oxidados. El ambiente más reducido en la isla de *A. germinans* y más oxidado en tierra adentro, responde también al grado de inundación y la retención del agua relacionada con la textura y contenido de materia orgánica de las unidades de muestreo. La presencia de *A. germinans* se ha hallado fuertemente asociada con suelos muy reducidos ($E_h < -100\text{mV}$; McKee 1993), como lo registrado en la unidad Isla de *A. germinans* en temporada de lluvias.

El potencial redox es un voltaje que puede ser medido en el suelo y utilizado para predecir los tipos de especies químicas que pueden ser esperadas en la solución del suelo (Richardson y Vepraskas 2001). De acuerdo con Patrick et al. (1996), según los valores de potencial redox registrados en nuestras unidades de estudio, se podría esperar la reducción de Fe_3^+ a Fe_2^+ y particularmente la producción de metano en la unidad de isla en temporada de lluvias. En los humedales, las reacciones anaeróbicas de carbono son características, incluyendo la producción de metano; y los potenciales redox, al ser bajos favorecen la reducción del Fe (Brady y Weil, 2008). En marismas saladas y en los bosques de manglar los sulfuros solubles (H_2S , HS^-), producidos por las bacterias reductoras de sulfatos, son altamente reactivos con el Fe y reducen químicamente el Fe(III) a Fe(II) para formar pirita (FeS_2), el mayor producto final de la reducción de sulfatos en tales ecosistemas (Sherman et al. 1998).

Las salinidades registradas en las unidades de muestreo en ambas temporadas fueron bajas o moderadas, exceptuando la temporada de sequía en la unidad “isla de *A. germinans*”, donde la salinidad se eleva alcanzando valores cercanos a los límites de tolerancia de la especie; tal valor es cercano a las salinidades reportadas por Feller y Sitnik (1996) en humedales de clima árido (90 ppt). Si tal concentración de salinidad se presenta durante periodos largos de tiempo en la unidad de isla, es posible que esta concentración de salinidad provoque estrés (reducción de el crecimiento por estrés osmótico o por interferencia en la toma de nutrimentos; Yates et al. 2002; Feller et al. 2003; Moreno-Casasola et al. 2006) en los mangles de *A. germinans* en la temporada de sequía.

Los cambios en los valores de salinidad de acuerdo a la temporada, pueden explicarse de acuerdo a las características de ubicación e hidroperiodo de cada unidad de estudio (Ball 1988; Moreno-Casasola et al. 2006). La unidad “isla de *A. germinans*” presentó valores de salinidad más elevados de las tres unidades en la temporada de sequía; tal unidad se halla inundada de manera permanente, por lo que recibe un aporte continuo de salinidad del agua de marea, la cual en temporada de sequía se evapora en

cierto grado, permitiendo la acumulación de salinidad en la capa de agua que queda inundando al sitio y en el suelo húmedo. Por otro lado, La unidad “*A. germinans* tierra adentro” presentó los valores más altos de salinidad en la temporada de lluvias y los más bajos de las tres unidades en temporada de sequía, pero tales valores son similares en ambas temporadas (tal unidad no reflejó diferencias significativas de conductividad eléctrica ni salinidad entre temporadas); tal unidad posee un régimen de inundación y desasolve de agua de marea diario por lo que la entrada de salinidad se alterna con horas en las que se evapora el agua remanente en el suelo concentrándose la sal, lo que sugiere que en la temporada de lluvias, aún con el aporte de agua dulce, la salinidad es elevada debido a que todos los días existe ingreso de sales por parte de la marea; en la temporada de sequía la salinidad que se concentra por evaporación es de todos modos removida y arrastrada por la marea entrante y saliente, lo que explicaría el por qué tal unidad posee menor concentración de sales que las otras dos unidades en la temporada de sequía.

El mayor contenido de materia orgánica en las unidades de *A. germinans* (y en particular de la unidad de isla) con respecto a la de *C. erectus*, de acuerdo con Moreno-Casasola et al. (2006) y McKee (2011), podría deberse al estado de mayor humedad del suelo, que favorece la descomposición del mantillo.

I.6.2. *Conocarpus erectus*

Las características de ubicación, influencia de la marea y textura de la unidad de *C. erectus* coinciden con las zonas en las que se ha registrado el establecimiento de esta especie (Carter 1973; Flores y Espejel 1994; Medina 1999; Rzedowski 2006; Agraz-Hernández et al. 2007; Moreno-Casasola e Infante 2009; Cortés-Castillo y Rangel 2011). El análisis de componentes principales mostró que los datos correspondientes a esta unidad se ordenan a parte de aquellos correspondientes a las unidades de *A. germinans*; sobre el eje uno del diagrama de ordenación se observa que aún con tal ordenación, las unidades tierra adentro de *C. erectus* y de *A. germinans* comparten valores de algunos factores edáficos (incluso siendo iguales estadísticamente), lo que las hace más similares entre sí que con la unidad de isla de *A. germinans*. Estas diferencias entre unidades de cada especie y sobre todo entre los sitios tierra adentro y aquel de isla de *A. germinans* se atribuyen a la ubicación de *C. erectus* con respecto a la influencia de la marea y en segundo término a la textura y el contenido de materia orgánica en el suelo de tal unidad.

“*C. erectus* tierra adentro” se encuentra en el borde de la laguna, que es una zona típicamente más elevada con respecto al nivel del mar que las islas de manglar (Lugo y Snedaker 1974) y por tanto carece de inundación aparente de marea. Esta especie posee menos adaptaciones para soportar la inundación y la salinidad que otras especies de mangle, por ello se establece tierra adentro, en la parte más alta y arenosa del manglar, la cual se encuentra afuera de la influencia de las mareas u ocasionalmente en condiciones de inmersión del suelo y en ambientes alcalinos (Medina 1999; Agraz-Hernández et al. 2007; Moreno-Casasola e Infante 2009).

Las condiciones de mayor oxidación en la rizósfera *C. erectus*, comparada con la de *A. germinans*, se atribuyen a la falta de inundación por parte de la marea y la pobre retención del agua relacionada con la textura y contenido de materia orgánica de esta unidad de muestreo (Feller y Sitnik 1996; Brady y Weil 2008; Dorronsoro 2012). No se hallaron datos publicados del potencial redox en suelos de *C. erectus*. De acuerdo con Patrick et al. (1996), según los valores de potencial redox registrados en esta unidad, se podría esperar la reducción de Fe_3^+ a Fe_2^+ .

Los valores (y variación entre temporadas) de salinidad registrados en “*C. erectus* tierra adentro” se pueden explicar de acuerdo a las características de inundación de marea y la retención de agua en el sustrato de esta unidad (Ball 1988; Moreno-Casasola et al. 2006), donde se registró la menor salinidad de las tres unidades en la temporada de lluvias. *C. erectus* se establece justo en el punto donde termina la influencia de la salinidad y de la marea (Thom 1967; Carter 1973; Ellison y Farnsworth 1996). Tal unidad recibe un aporte de sales menor al del resto de las unidades al no poseer ingreso aparente de la marea, las sales que se hallan en el sitio se diluyen en temporada de lluvias por el aporte de agua dulce y se concentran en temporada de sequía al evaporarse ésta.

Los valores más bajos de contenido de materia orgánica se registraron en las unidades tierra adentro y en particular en la temporada de sequía en la unidad de *C. erectus*, la cual presenta el contenido de humedad más bajo de las tres unidades. Dada la cantidad reducida de humedad en el suelo, la degradación del mantillo tendería a ser lenta (manglares menos irrigados por el agua de marea poseen tasas de descomposición de mantillo más lentas; Odum et al. 1985), resultando en una producción de materia orgánica reducida; no fueron hallados reportes de la producción de mantillo de *C. erectus*, sin embargo en tal unidad de estudio se observó una escasa acumulación de mantillo (Observación personal).

I.7. CONCLUSIONES

En los sitios estudiados de la laguna costera “La Carbonera” encontramos a *C. erectus* y a *A. germinans* localizados de acuerdo a la zonación típica de los manglares de borde.

La presencia de *Conocarpus erectus* o de *Avicennia germinans* en los sitios estudiados se correlacionó con los factores abióticos analizados.

A. germinans se encuentra establecida, con respecto *C. erectus*, en suelos de textura más fina, con mayor contenido de humedad y ambiente más reducido, con mayor contenido de materia orgánica y nutrimentos.

La ubicación, textura y contenido de materia orgánica del suelo determinan la cantidad y el tiempo de residencia del agua en el suelo y caracterizan a cada una de las unidades de muestreo edáficamente, siendo las unidades tierra adentro similares entre si y diferentes de la unidad de isla de *A. germinans* estudiada.

Los análisis de varianza mostraron que no todas las variables presentaron diferencias significativas entre colectas. Esto pudiera estar reflejando un estado intermedio de cambio en el ambiente edáfico de la temporada de sequía a la temporada de lluvias o bien que la dinámica hidrológica del manglar favorece una variación de estos factores a una escala de tiempo más corta, acoplada la variación de la marea.

Los niveles bajos de fósforo y potasio disponibles sugieren que los mangles en la laguna costera “La Carbonera” estudiados podrían encontrarse limitados por la disponibilidad de tales elementos. Así mismo, la salinidad en la unidad “isla de *A. germinans*” se incrementa alcanzando niveles cercanos a los rangos de tolerancia de tal especie, por lo que no se descarta el estrés salino de manera estacional en esta unidad. Las fluctuaciones de la salinidad en el sustrato de *A. germinans* y *C. erectus* deben ser exploradas para aeverar o descartar la afirmación anterior.

I.8. LITERATURA CITADA

Agraz-Hernández, C. M., Noriega-Trejo, R., López-Portillo, J., Flores-Verdugo, F. y Jiménez-Zacarías, J. 2006. Guía de Campo. Identificación de los Manglares en México. Universidad Autónoma de Campeche. México. 45 pp.

Agraz-Hernández, C. M., Osti, J., Jiménez, J.J., García, C., Arana, R., Chan, E., González, L. y Palomo, A. 2007. Guía técnica: Criterios para la restauración del mangle. Universidad Autónoma de Campeche, Comisión Federal de Electricidad, Comisión Nacional Forestal. México. 132 pp.

Aguilera, N. 1989. Tratado de edafología de México. Tomo I. Facultad de Ciencias, Dirección General de Publicaciones. México.

Alongi, E. 2008. Mangrove forests: Resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 76:1-13.

Ball, M. 1988. Review article: Ecophysiology of mangroves. *Trees*. 2:129-142.

Botello, A. V., Villanueva, S., Gutiérrez, J. y Rojas, J. L. 2010. Vulnerabilidad de las zonas costeras mexicanas ante el cambio climático. Gobierno del Estado de Tabasco, SEMARNAT-INE, Universidad Autónoma de Campeche. México. 514p

Boto K. y Wellington J. 1984. Soil characteristics and nutrient status in a northern Australian mangrove forest. *Estuaries*. 7:61-69.

Brady, N. y Weil, R. 2008. Nature and properties of soils. Prentice Hall. USA. 975pp.

Capurro, L. 2002. Un Gran ecosistema Costero: la Península de Yucatán. *Avance y Perspectiva*. 22:69-75.

Carrera, E. y De la Fuente, G. 2003. Inventario y Clasificación de Humedales en México. Parte I. Ducks Unlimited de México, A.C. México. pp 239.

Carter, M., Burns, L., Cavinder, T., Dugger, K., Fore, P., Hick, D., Revells, H. y Schmidt, T. 1973. Ecosystems Analysis of the Big Cypress swamp and Estuaries. United States Environmental Protection Agency Region IV. Atlanta, Georgia, Estados Unidos de America. 479pp.

Cervera, J. C., Andrade, J. L., Graham, A., Durán, R., Jackson, P. y Simá, J. 2007. Photosynthesis and Optimal Light Microhabitats for a Rare Cactus, *Mammillaria gaumeri*, in Two Tropical Ecosystems. *Biotropica*. 39(5): 620–627.

Contreras, F. y Castañeda, O. 2004. La biodiversidad de las lagunas costeras. *Ciencias*. 76:46-56.

Cortés-Castillo, D. y Rangel, J. 2011. Lo bosques de mangle en un gradiente de salinidad en la bahía de Cispatá – Boca Tonajones, departamento de Córdoba Colombia. *Caldasia* 33(1):155-176.

Cowardin, L. M., Carter, V., Golet, F. C. y La Roe, E. T. 1979. Clasificación de Wetlands and deepwater habitats of the United States. USFWS / OBS-79/31. Estados Unidos de América. 79 pp.

Department of Agriculture, Fisheries and Forestry. Queensland Government. 2012. Measuring salinity with conductivity meters. [Citado en enero de 2015]. Disponible en: <https://www.daff.qld.gov.au/plants/lifestyle-horticulture/nursery/conductivity-measurement>.

Dorransoro, C. 2012. Introducción a la edafología. [Citado el domingo 30 de septiembre de 2012]. Disponible en: <http://www.edafologia.net/introeda/tema00/progr.htm>.

D'Souza, J. y Felinov B. 2013a. Biodiversity of Arbuscular Mycorrhizal (AM) fungi in mangroves of Goa in West India. *Journal of Forestry Research*. 24(3):515–523.

D'Souza, J. y Felinov B. 2013b. Seasonal Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Mangroves of Goa, India. *International Journal of Biodiversity*. 2013:1-7.

Ellison, A.M. y Farnsworth, E. J. 1996. Spatial and Temporal Variability in Growth of *Rhizophora mangle* Saplings on Coral Cays: Links with Variation in Insolation, Herbivory, and Local Sedimentation Rate. *Journal of Ecology*. 84:717-731.

Feller, I. y Sitnik, M. 1996. Mangrove Ecology: A Manual for a Field Course A Field Manual Focused on the Biocomplexity on Mangrove Ecosystems. Smithsonian Institution. Washington, Estados Unidos. 21pp.

Feller, I., Whigham, D., McKee, K. y Lovelock, C. 2003. Nitrogen limitation of growth and nutrient dynamics in a disturbed mangrove forest, Indian River Lagoon, Florida. *Oecologia*. 134:405–414.

Flores, S. y Espejel, I. 1994. Tipos de vegetación de la península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense. Fascículo 3. Universidad Autónoma de Yucatán. Sostenibilidad Maya. 135pp.

Fundación Costa de Venezuela. Sin fecha. La dinámica evolutiva de los suelos de manglar [Citado en diciembre de 2014]. Disponible en: <http://www.costadevenezuela.org/?p=7330>.

García, A. y Cabrera-Reyes, A. 2008. Estacionalidad y estructura de la vegetación en la comunidad de anfibios y reptiles de chamela, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 24(2):91-115.

Gönenç, I. y Wolflin, J. (eds.). 2005. Coastal Lagoons: ecosystem processes and Modeling for sustainable use and development. CRC PRESS. Florida, EUA. 500pp.

Herrera-Silveira, J. 1994. Correlaciones de parámetros hidrobiológicos de la Laguna de Celestún, Yucatán. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. 21(1-2):43-53.

- Herrera-Silveira, J. 2006. Lagunas costeras de Yucatán (SE, México): Investigación, diagnóstico y manejo. *Ecotropicos*. 19(2):94-108.
- Herrera-silveira, J. y Cortes, O. 2007. Entre la tierra y el mar, las lagunas costeras de Yucatán. *Biodiversitas*. 72:6-10.
- Hoyos, R., Urrego, L. y Lema, A. 2013. Respuesta de la regeneración natural en manglares del Golfo de Urabá (Colombia) a la variabilidad ambiental y climática intra-anual. *Revista de Biología Tropical*. 61(3):1445-1461.
- Jaramillo, J. 2002. Introducción a la ciencia del suelo. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de ciencias. Colombia 613pp.
- Jenny, H. 1994. Factors of soil formation A System of Quantitative Pedology. Dover Publications, Inc. Estados Unidos de América. 191pp
- Kathiresan, K. 2014. Ecology and Environment of Mangrove Ecosystems. [Citado en enero de 2014]. Disponible en: http://ocw.unu.edu/international-network-on-water-environment-and-health/unu-inweh-course-1-mangroves/Ecology__Environment_of_Mangrove_Ecosystems.pdf.
- Kathiresan, K y Bingham, B. 2001. Biology of Mangroves and Mangrove Ecosystems. *Biology of Mangroves and Mangrove Ecosystems*. 40:81-251
- Krauss, K., Lovelock, C., McKee, K., López-Hoffman, L., Ewe, S. y Sousa, W. 2008. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: A review. *Aquatic Botany*. 89:105–127.
- López, G. 2005. Ecofisiología de árboles. Universidad Autónoma de Chapingo. México. 485pp.
- Louppe, D., Oteng-Amoako, A. A. y Brink, M. (eds.). 2008. Plant Resources of Tropical Africa 7(1). Timbers 1. PROTA Foundation / Backhuys Publishers / Leiden Netherlands / CTA. Wageningen, Netherlands. 704 pp.
- Lugo, A. y Snedaker, S. 1974. The Ecology of Mangroves. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 5:39-64.
- McKee, K. 1993. Soil Physicochemical Patterns and Mangrove Species Distribution--Reciprocal Effects?. *Journal of Ecology*. 81(3):477-487.
- McKee, K. 2011. Biophysical controls on accretion and elevation change in Caribbean mangrove ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 91:475-483
- Medina, E. 1999. Mangrove physiology: the challenge of salt, heat, and light stress under recurrent flooding, p. 109-126. En: A. Yáñez-Arancibia y A. L. Lara-Domínguez (eds.). Ecosistemas de Manglar en América Tropical. Instituto de Ecología A.C. México, UICN/ORMA, Costa Rica, NOAA/NMFS Silver Spring MD USA. 380 p.
- Moore, P. 2006. Biomes of the Earth Wetlands. Chelsea House. Hong Kong. 220pp.

- Moreno-Casasola, P. E., Peresbarbosa, R. y Travieso-Bello, A.C. (eds). 2006. Estrategias para el manejo costero integral: el enfoque municipal. Instituto de Ecología, A.C., CONANP y Gobierno del Estado de Veracruz-Llave. México. 1266 pp.
- Moreno-Casasola, P. e Infante, D. 2009. Manglares y selvas inundables. Instituto de Ecología. A. C. CONAFOR y OIMT. Xalapa, Ver. Mexico. 150 pp.
- Odum, W. E., McIvor, C. C. y Smith, T.J. III. 1985. The Ecology of the mangroves of south Florida: a community profile. U.S. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services, Washington, D.C. 144 pp.
- Patrick, W. H. Jr., Gambrell, R. P. y Faulkner, S. P. 1996. Redox measurements of soils. p. 1255 – 1276. En: D. L Sparks, (ed). Methods of soil analysis: Part 3 - Chemical Methods. 3rd ed. Soil Science Society America, Madison, WI.
- Peña- Chocarro, M. y Knapp, S. 2011. Árboles del mundo maya. Natural History Museum, Probaturo Península de Yucatán, Universidad Autónoma de Yucatán y Universidad del Valle de Guatemala. México. 263 pp.
- Porta, J., López-Acevedo, M. y Roquero, C. 1999. Edafología para la agricultura y el medio ambiente. Ediciones Mundi-Prensa. España. 849 pp.
- Reef, R., Feller, I. y Lovelock, C. 2010. Nutrition Of Mangroves. *Tree Physiology*. 30:1148–1160.
- Reyes, I. 1996. Fundamentos teórico-prácticos de temas selectos de la ciencia del suelo, Parte I. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. México.
- Richardson, J. y Vepraskas. 2001. Wetland soils genesis, hydrology, landscapes and clasification. Lewis Publishers. Estados Unidos de América. 417pp.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Primera edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 504 pp.
- Saberi, B. O. 1992. The growth and biomass production of *Rhizophora mucronata* in response to the varying concentrations of nitrogen and phosphorus in water culture. *Tropical Ecology*. 33:164–171.
- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2000. NOM-021-SEMARNAT-2000. [Citado el sábado 24 de noviembre de 2012]. Disponible en: <http://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/libros2009/021.pdf>.
- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2003. NOM-022-SEMARNAT-2003. [Citado en abril de 2013]. Disponible en: <http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/3281/1/nom-022-semarnat-2003.pdf>.
- Sengupta, A. y Chaudhuri, S. 1991. Ecology of heterotrophic dinitrogen fixation in the rhizosphere of mangrove plant community at the Ganges river estuary in India. *Oecologia*. 87:560-564.

Sharma, A. K. y Johri, B. N. 2002. Arbuscular Mycorrhizae Interactions in Plants, Rhizosphere and Soils. Science Publishers, Inc. India. 311 pp.

Sherman, R., Fahey, T. y Howarth, R. 1998. Soil-plant interactions in a neotropical mangrove forest: iron, phosphorus and sulfur dynamics. *Oecologia*. 115:553-563.

Spalding, M., Blasco, F. y Field, C. (eds.). 1997. World Mangrove Atlas. The International Society for Mangrove Ecosystems. Okinawa, Japón. 178 pp.

Tarcila, N., Cerdeira, L. y Machado, I. 2012. Reproductive phenology of a northeast Brazilian mangrove community: Environmental and biotic constraints. *Flora*. 207(9):682– 692.

Thampanya, U., Vermaat, J. E. y Terrados, J. 2002. The Effect of Increasing Sediment Accretion on the Seedlings of Three Common Thai Mangrove Species. *Aquatic Botany*. 74: 315-325.

Thom, B. 1967. Mangrove Ecology and Deltaic Geomorphology: Tabasco, Mexico. *Journal of Ecology*. 55(2):301-343.

Trejo-Torres. 2009. Un mangle de plata: El Botoncillo (*Conocarpus erectus*). [Citado el lunes 10 de febrero de 2014]. Disponible en: http://www.cicy.mx/sitios/desde_herbario/.

Yáñez-Arancibia, A., Twiley, R. y Lara-Domínguez, A. 1998. Los ecosistemas de manglar frente al cambio climático global. *Madera y Bosques*. 4(2):3-19.

Yates, E., Ashwath, N y Midmore, D. 2002. Responses to nitrogen, phosphorus, potassium and sodium chloride by three mangrove species in pot culture. *Trees*.16:120–125.

Zaldívar-Jiménez, A, Herrera-Silveira, J.H, Teutli-Hernandez, C., HernandezSaavedra, R. y J. Caamal-Sosa. 2010. Manglares. p. 138-139. En: Duran R. y M. Mendez (edi.). Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. 496 pp.

CAPÍTULO 2. ASOCIACIÓN MICORRIZICA ARBUSCULAR DE *Conocarpus erectus* Y *Avicennia germinans* EN LA LAGUNA COSTERA “LA CARBONERA”, YUCATÁN, MÉXICO

II.1. ANTECEDENTES

II.1.1. Interacción micorrízica

La micorriza es una asociación mutualista entre plantas y hongos, desarrollada en la raíz de las plantas vasculares o una estructura similar a ésta (gametofitos hipogeos de briofitas y helechos y el esporofito de los helechos), en la cual la energía se mueve primariamente de la planta hacia el hongo y los recursos inorgánicos se mueven del hongo hacia la planta (Allen 1996; Guadarrama et al. 2004). Se calcula que del 80 al 90% de las plantas terrestres son capaces de formar esta asociación, el resto de las cuales se considera no micotróficas o micotróficas facultativas (Smith y Read 2008).

Las micorrizas se dividen en siete grupos dependiendo de la forma en la que el hongo penetra la raíz, las estructuras que éste forma y las especies de plantas y hongos que estén involucradas. Estos grupos son: arbuscular, ericoide, orquideoide, ectomicorriza, ectendomicorriza, arbutoide y monotropoide (Álvarez-Sánchez y Monroy 2008).

II.1.2. Micorriza arbuscular

Los hongos formadores de micorrizas de tipo arbuscular se encuentran agrupados en el Phylum Glomeromycota (Schüßler et al. 2001), que cuenta con aproximadamente 252 especies descritas, distribuidas en 25 géneros, 11 familias y cuatro órdenes (Schüßler 2013).

La micorriza arbuscular es la más antigua de los tipos conocidos de micorriza, probablemente originada hace 350 a 460 millones de años y considerada importante en la colonización del ambiente terrestre por parte de las plantas (Simon et al. 1993). En comparación con los demás tipos de micorriza, ésta es la más común (Gerdemann 1968; Smith y Read 2008); alrededor del 80% de las especies de plantas son capaces de formarla (Giovannetti et al. 2010). Es posible que debido a su origen ancestral e importancia durante la evolución de las plantas terrestres, los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) tengan la habilidad de invadir los órganos subterráneos de casi todas las especies de éstas. Aún cuando existe poca evidencia de especificidad entre el hongo y la planta (Smith y Read 2008), se ha demostrado especificidad ecológica y compatibilidad funcional entre ambos simbioses (McGonigle y Fitter 1990; Koide 2000).

La micorriza arbuscular se considera de gran importancia ecológica por sus contribuciones al ecosistema. Entre ellas se halla la aportación de los HMA a la formación de agregados de suelo por medio del enlace de partículas (Requena et al. 2001) por acción de la glomalina excretada por el hongo, contribuyendo de este modo a mantener la estructura y estabilidad del suelo, reducir la erosión y mejorar la capacidad de retención de agua (Wright y Upadhyaya 1998); los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) representan una fuente de producción secundaria como alimento (al ser consumidos por otros organismos que habitan en el suelo); inmovilizan en la raíz metales pesados que contaminan el suelo, reduciendo su translocación a la parte aérea de la planta y en consecuencia, el flujo de metales a la cadena trófica (Pawlowska et al. 1996; Del Val et al. 1999; Pawlowska et al. 2000); y fungen como reservorio de carbono (Montaño et al. 2007).

La asociación micorrízica arbuscular favorece el establecimiento y desarrollo de las plantas debido a la facilitación de adquisición de nutrientes y agua del suelo, la protección contra patógenos en las raíces, la reducción del estrés generado por sales, pH desfavorable y choque por trasplante (Bagyaraj y Stürmer 2012), así como la facilitación de procesos fisiológicos tales como el ajuste osmótico (vía la acumulación de azúcares solubles dentro de las células radicales) (D'Souza y Felinov 2013b). Además, los HMA contribuyen a la estructuración vegetal al conectar las raíces de la misma o de varias plantas hospederas entre sí por medio del micelio extrarradical, permitiendo así el flujo de agua y nutrientes entre ellas (Allen 1996; Leake et al. 2004; Giovannetti et al. 2006; Montaña et al. 2007). Los efectos de los HMA a nivel edáfico y sobre las comunidades vegetales son importantes para el mantenimiento de la diversidad vegetal y de los microorganismos del suelo (Montaña et al. 2007), por lo que se ha propuesto el uso de éstas en la restauración de sistemas naturales perturbados e incluso para la mejora de la producción agrícola y forestal.

II.1.2.1 Estructuras y propágulos de los hongos micorrizógenos arbusculares

Los hongos micorrizógenos arbusculares forman esporas asexuales (Siqueira et al. 1985), que germinan dando lugar a un micelio presimbótico que se extiende y ramifica hasta encontrar una raíz (Bago et al. 1999), la cuál será penetrada por medio de un haustorio, que se moverá intercelular e intracelularmente en los tejidos del hospedero. La hifa infectiva que ha entrado a la raíz es capaz de formar arbusculos (estructura característica de la micorriza arbuscular) (Peterson et al. 2004). En las células del parénquima, en la zona más interna de la corteza radical, el hongo desplaza el plasmalema de la célula, el cual se elonga encerrando cada rama del arbusculo. Esta condición crea una superficie de contacto entre el protoplasto del hospedero y el hongo en cada célula, ideal para la transferencia de iones y pequeñas moléculas de la célula hospedera al hongo y viceversa (Espinosa-Victoria 2000).

En las células del córtex externo de la raíz es posible observar hifas lineales simples, así como enrollamientos (u ovillos). Las hifas que corren a lo largo de la raíz forman nuevos apresorios, dando lugar así a la infección secundaria. En este momento es factible observar estructuras de almacenamiento llamadas vesículas (Espinosa-Victoria 2000) o células auxiliares en el caso de *Gigaspora* y *Scutellospora* (Peterson et al. 2004). A partir del micelio se forman nuevas estructuras de reproducción asexual: esporas. Durante la fase de esporulación de los HMA, grandes números de esporas son formadas; en cultivos monoxénicos se han estimado alrededor de 14,000-38,000 esporas (Bago et al. 2000).

Las hifas del micelio extrarradical, las raíces colonizadas y las esporas de los HMA constituyen fuentes de propágulo para los HMA en la rizósfera y cada uno de ellos posee características particulares de dispersión, viabilidad y permanencia en el suelo. Las esporas son la fuente de inóculo mejor definida y pueden utilizarse para la identificación de especies (Smith y Read, 2008). La dispersión de esporas por medio del aire, el agua y animales pequeños que las ingieren, determina la distribución de los HMA. La resistente pared de las esporas (dividida en capas en algunas especies de HMA) las habilita para persistir en el suelo, en algunos casos por muchos años, lo que las convierte en una fuente importante de propágulo (Smith y Read 2008). La capacidad de los propágulos fúngicos para sobrevivir en un determinado rango de tipos de suelo y condiciones ambientales, es decir, la plasticidad que posean para sobrevivir en un ambiente hasta cierto grado cambiante, impacta el desempeño de las plantas asociadas a estos hongos, ya que en mayor o menor grado ellas se benefician de la asociación en la toma de nutrientes, de agua y protección contra patógenos (Smith y Read 2008).

II.1.2.2. Especies de hongos micorrizógenos arbusculares

La riqueza de especies es un índice simple y conciso utilizado para describir comunidades ecológicas. Esta medida ha sido el criterio más importante para las estrategias de conservación y por lo tanto, ha sido usado en muchos modelos ecológicos (Magurran 2004). La comunidad de HMA en el suelo y la que se encuentra colonizando las raíces no son necesariamente las mismas, pues las especies de HMA presentes en un área no siempre colonizan todas las especies vegetales que crecen en ella (Clapp et al. 1995). Al identificar las especies de HMA en la rizósfera de las plantas se contabiliza la riqueza potencial (dadas las especies crípticas) de los sitios estudiados pero no necesariamente la riqueza de especies de HMA que se encuentran colonizando a la planta del interés.

En México, los estudios acerca de los HMA se han enfocado en las respuestas ecológicas y ecofisiológicas de las plantas, pero los aspectos taxonómicos y ecofisiológicos *in situ*, así como su papel en los ciclos biogeoquímicos en relación a la fertilidad del suelo, productividad, reservorios/secuestro de carbono, diversidad vegetal y provisión de alimento, han recibido menor atención (Montaño et al. 2012). La diversidad taxonómica de los hongos formadores de micorrizas arbusculares ha sido pobremente estudiada en el país y es probable que sea una de las más grandes del mundo, principalmente por la gran variedad de biomas existentes en nuestro territorio (Varela y Trejo 2001; Montaño et al. 2012). De acuerdo a estos autores, en México, para el año 2012, se habían registrado 95 especies de HMA, lo que representaba un poco más del 40% de las especies conocidas a nivel mundial (Méndez et al. 2012) y de las cuales solamente 28 pertenecían a ecosistemas naturales, 21 a sistemas agrícolas y 46 fueron encontradas en ambos sistemas (Montaño et al. 2012).

La selección natural ha favorecido atributos especializados de la simbiosis y simbiontes que son apropiados para una serie particular de condiciones ambientales, lo que conduce a la dominancia de un tipo de micorriza en un bioma definido. La micorriza arbuscular domina en comunidades vegetales de herbáceas y leñosas en suelos minerales y en latitudes bajas (Read 1991). Esta micorriza se presenta en árboles tropicales y en la mayor parte de las plantas de importancia agrícola y hortícola.

Los HMA se encuentran distribuidos en el mundo en climas similares donde se asocian con las plantas residentes. Esto significa que su distribución está más influenciada por variables ambientales que por una asociación específica hongo-planta, aunque localmente las plantas influyan en su distribución. Por otro lado, existen también hongos ubicuos que pueden encontrarse en varios tipos de climas y suelos. Muchas especies de Glomales tienen un patrón mundial de distribución y aparentemente están adaptados a diversos hábitats, no obstante, es evidente que los factores físicos y químicos del suelo pueden restringir su distribución (Varela y Trejo 2001).

II.1.2.3. Variación estacional

Los parámetros que describen las propiedades fisicoquímicas del suelo se encuentran intrincadamente interconectados (Sharma y Johri 2002), por lo que la alteración de alguna variable ambiental resulta en una cascada de cambios que pueden transformar completamente las condiciones microambientales del suelo. Debido tal variabilidad de las condiciones del suelo, el desarrollo y función de la micorriza arbuscular puede favorecerse en un punto del tiempo e inhibirse en otro (Sharma y Johri 2002). La densidad de esporas, la colonización radical y la composición de la comunidad de los HMA se encuentran asociados a los cambios estacionales del medio abiótico (Peterson et al. 2004; D'Souza y Felinov 2013b).

Los patrones fúngicos temporales se encuentran cercanamente relacionados con la fenología del hospedero y las variaciones en el clima (Lugo y Cabello 2002), pues la

primera está acoplada a los patrones de precipitación y de radiación solar (Allen et al. 1998). De acuerdo con esto, la mayor densidad de esporas puede encontrarse en las temporadas secas, coincidiendo con la ausencia de floración o fructificación y de manera contraria en las temporadas húmedas (Lugo y Cabello 2002).

La colonización micorrízica arbuscular en plantas terrestres se incrementa en primavera y a partir de ahí comienza a disminuir hasta ser mínima en invierno, esto debido a que en primavera la actividad fotosintética se acelera, lo que resulta en una mejor provisión de fotosintatos para los HMA asociados (Bajwa et al. 2001; Peterson et al. 2004). Estas tendencias pueden variar entre especies y en particular en las plantas hidrófilas debido a que éstas se desarrollan en condiciones ambientales distintas a las terrestres y tales condiciones también modifican la respuesta de los HMA asociados a ellas (Bajwa et al. 2001).

La disponibilidad de los propágulos fúngicos es influenciada por las condiciones ambientales (Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1999). La fluctuación estacional de la densidad de esporas se debe también al efecto que tiene el agua sobre la germinación de las mismas, estimulándola en condiciones de humedad adecuada y motivando la esporulación (liberación de esporas) en condiciones de déficit (Ramos-Zapata et al. 2008). Por otro lado, en los suelos inundables, tales como en los ecosistemas de manglar, se promueve un estado de anoxia que afecta el desarrollo de los HMA en las temporadas de lluvia o en los periodos cuando la marea se incrementa. Los estudios de la asociación MA en distintas temporadas ayudan a comprender y predecir bajo qué condiciones y qué fluctuación de las mismas se desarrollan los HMA en los ambientes naturales (D'Souza y Felinov 2013b).

II.1.3. Asociación micorrízica arbuscular en ecosistemas de manglar

De acuerdo con Khan (2004) estudios iniciales de la asociación micorrízica en humedales postulaban que las plantas acuáticas o semiacuáticas eran no micotróficas debido al estado anóxico de los sedimentos en sus rizósferas, pero ya se ha reportado la asociación en tales ecosistemas (Hoefnagels et al. 1993; Miller 2000; Sengupta y Chaudhuri 2002; Carvalho et al. 2003; Kumar y Ghose 2008; Wang et al. 2010; Wang et al. 2011; D'Souza y Felinov 2013a y b; Vallino 2013). La supervivencia de los HMA en las raíces de las plantas acuáticas y en la rizósfera bajo condiciones anóxicas parece ser viable gracias a la obtención de oxígeno por parte del hongo directamente de la raíz o del que se difunde desde ésta hacia la rizósfera (Khan 2004; Zhang et al. 2014).

Dada la escasez (o el pobre desarrollo) de pelos radicales de los mangles, el establecimiento de la asociación micorrízica arbuscular es potencialmente benéfico para la adquisición de nutrimentos en los ambientes estresantes donde se desarrollan (condiciones de inundación permanente o temporal, salinidad elevada en el suelo y la escasa disponibilidad de nutrimentos) (Carrenho et al. 2007). Existen muy pocos estudios a nivel mundial acerca de la asociación micorrízica arbuscular en plantas de manglar, siendo los existentes de enfoque ecológico. En México y en particular en el estado de Yucatán existen dos estudios que reportan la asociación en especies de mangle, uno en un ecosistema de Petén y otro en un manglar achaparrado de la costa del estado (Echeverría 2006; Ramírez-Viga 2011).

Los HMA representan una parte integral de los regímenes del suelo de los humedales y pueden jugar un papel importante en el establecimiento y diversidad de las plantas (Khan 2004), contribuyendo a su crecimiento e interacciones con las plantas vecinas en las comunidades vegetales que experimentan condiciones estacionales de inundación y anaerobiosis (Zhang et al. 2014). La presencia de los HMA en las plantas acuáticas y de

humedales sugiere que son ecológicamente significativos, pero su función no es completamente comprendida (Khan 2004).

Estudios en manglares y marismas saladas a nivel mundial han reportado que la colonización micorrízica arbuscular, el inóculo y la densidad de esporas se hayan inversamente relacionados a la salinidad intersticial, la humedad del suelo y el periodo de inundación del mismo (Kim y Weber 1985; Mohankumar y Mahadevan 1986; Chaudhuri y Sengupta 1990; Sengupta y Chaudhuri 2002; Sharma y Johri 2002; Kumar y Ghose 2008; Wang et al. 2010). La persistencia de HMA en los manglares depende de la supervivencia de propágulos como las esporas, el micelio y las raíces colonizadas (D'Souza y Felinov 2013a; Vallino et al. 2013). Se ha demostrado que estos hongos tienen una gran diversidad fisiológica y probablemente han desarrollado adaptaciones específicas a las condiciones ambientales (entre ellas las edáficas) en las que se desarrollan (Varela y Trejo 2001). El micelio fúngico parece estar morfológica y fisiológicamente adaptado a ambientes extremos (Klironomos et al. 2001), posibilitando así la supervivencia a largo plazo y la esporulación (Dalpe y Aiken 1998). Miller (2000), en su estudio de los humedales de las bahías de Carolina del Sur en Estados Unidos, encontró que aunque la colonización radical disminuyera ante la inundación del sustrato, bajo condiciones más secas, tales suelos mantuvieron el mismo potencial para proveer propágulos infectivos de HMA a las plantas.

Los humedales componen un diverso grupo de sistemas (Carrera y De la Fuente 2003). Es probable, por lo tanto, que los costos, beneficios y la importancia de las micorrizas varíe entre los diferentes tipos de humedales; se ha observado que las plantas micorrizadas se benefician en diferente magnitud dependiendo de los HMA que las colonicen y existe evidencia de que las plantas pueden regular la cantidad de carbono invertido en la simbiosis micorrízica, sugiriendo que los controles sobre la abundancia y distribución de los HMA pueden depender en qué tanto una planta se beneficie de la interacción (Cornwell et al. 2001). Los estudios realizados en ecosistemas de manglar indican que plántulas de manglar inoculadas con HMA incrementan su crecimiento en relación a las no inoculadas, en parte gracias a la movilización de fósforo por parte del hongo (Wang et al. 2010) y a la tolerancia a la salinidad elevada que promueven (por D'Souza y Felinov 2013b).

En este capítulo se examina la asociación micorrízica en dos especies de mangle para determinar su presencia y cómo difiere según la temporalidad y el ambiente particular de los manglares estudiados en la laguna costera "La Carbonera", Yucatán, México.

II.2. OBJETIVOS

1. Cuantificar la riqueza, composición y frecuencia relativa de especies de hongos micorrizógenos arbusculares en la rizósfera de *A. germinans* y *C. erectus* en temporada de lluvias y de sequía.
2. Evaluar la densidad de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en la rizósfera de *A. germinans* y *C. erectus* y el grado de colonización micorrízica arbuscular en sus raíces, en temporada de lluvias y de sequía.

II. 3. HIPÓTESIS

La asociación micorrízica, al poseer un papel importante en el desempeño de las especies vegetales, se espera esté presente en los ecosistemas de manglar estudiados. La asociación micorrízica se hallará establecida en mayor o menor grado dependiendo de la unidad estudiada. Se espera que, debido al ambiente inundable en el que se desarrolla *A. germinans*, la asociación micorrízica presente valores menores de porcentaje de colonización y densidad de esporas (los valores más bajos en la unidad “isla”), comparados con aquellos en la unidad de *C. erectus*.

La asociación micorrízica arbuscular presentará variaciones relacionadas con la temporada de colecta. Debido al incremento en el contenido de humedad del suelo, que promueve un ambiente anóxico, en las unidades de *A. germinans* se espera que en temporada de lluvias los valores de porcentaje de colonización y densidad de esporas sean menores, en comparación con los registrados en la de sequía. En la misma temporada (en comparación con la de sequía), en unidad de *C. erectus* se espera que los valores de porcentaje de colonización sean mayores, debido a que el agua de lluvia diluye la salinidad existente en el suelo pero no lo inunda permanentemente, lo que favorece el desarrollo de los hongos micorrizógenos arbusculares.

Dado que distintas especies de HMA poseen capacidades diferenciales de tolerancia a las condiciones del medio, se espera que en las unidades la composición, frecuencia relativa y riqueza de especies sea distinta, al igual que en las dos temporadas de colecta.

II.4. MATERIALES Y MÉTODOS

II.4.1. Colecta de suelo y raíces

En cada una de las unidades de estudio “isla de *A. germinans*” y “unidad de *A. germinans* tierra adentro” se seleccionaron al azar y geoposicionaron 20 individuos de mangle de esta especie. Del mismo modo, en la unidad “*C. erectus* tierra adentro” se seleccionaron y geoposicionaron 20 individuos pertenecientes a tal especie. De la rizósfera de cada individuo se colectó 1kg de suelo para evaluar la densidad de esporas de HMA totales y potencialmente viables, la composición, frecuencia relativa y la riqueza de especies de hongos micorrizógenos arbusculares.

Adicionalmente se colectó suelo rizosférico de cinco de los 20 individuos marcados, seleccionados al azar, para propagar esporas en cultivo multiespecífico con fines de identificación de especies. De cada individuo se colectaron raíces (de diámetro menor de 4 mm) a una profundidad aproximada de 30-50 cm en dos puntos de la rizósfera para evaluar el porcentaje de colonización micorrízica arbuscular. En cada unidad se realizaron dos colectas: una en temporada de lluvias (julio de 2012) y otra a inicios de la temporada de sequía (junio de 2013). 5 días antes de la colecta de temporada de sequía de 2013 comenzaron las lluvias en el estado de Yucatán.

II.4.2. Suelo rizosférico

El suelo colectado fue transportado a los invernaderos del Campus de Ciencias y Biológicas y Agropecuarias (CCBA) de la Universidad Autónoma de Yucatán (UADY). En el invernadero, las muestras fueron extendidas en mesas con superficie plana, se dejaron secar y se tamizaron con un tamíz de 1 mm de apertura. Las muestras individuales de suelo fueron almacenadas en bolsas de polietileno a temperatura ambiente (120 muestras: 20 por unidad de muestreo, en dos temporadas de colecta). Las muestras de suelo destinadas a propagación de esporas fueron mezcladas separándolas por unidad de muestreo (6 mezclas: una por unidad de muestreo, para dos temporadas de colecta) y almacenadas en bolsas de polietileno a temperatura ambiente.

II.4.2.1. Propagación de esporas en cultivo multiespecífico

Las esporas colectadas en campo pueden ser difíciles de identificar debido a que por lo general se encuentran rotas, deshidratadas o parasitadas. Estas esporas pueden ser utilizadas para establecer cultivos trampa, de las cuales se extrae una nueva generación de esporas que se encuentran en mejor estado y sus componentes se observan con mayor claridad (Smith y Read 2008; Bagyaraj y Stürmer 2012), apoyando de este modo la identificación de las especies. Adicionalmente, los cultivos trampa se utilizan con la finalidad de revelar las especies que no se encuentran esporulando en el campo al momento del muestreo.

La propagación de esporas de HMA en los manglares de “La Carbonera” se llevó a cabo por medio de cultivos multiespecíficos, de acuerdo con la metodología de Hernández-Cuevas y García (2008). El experimento fue llevado a cabo en los invernaderos del CCBA de la Universidad Autónoma de Yucatán.

Especificaciones del uso de la técnica:

1. Por cada mezcla obtenida de suelo (tres mezclas: una por unidad) se llenaron cuatro macetas, teniendo de este modo un total de 12 macetas de propagación.
2. Se esterilizó arena con vapor de agua hirviendo durante una hora, por tres días seguidos. Habiendo terminado la esterilización, la arena fue extendida sobre una superficie plana para que se secase y se procedió a tamizarla con un tamíz de 1 mm de apertura.

3. Para cada maceta se preparó una mezcla de 100 ml de arena pasteurizada y 400 ml de suelo de cada sitio de estudio, este último sin esterilizar, tamizado con malla de 2 mm. Se colocó la mezcla en un recipiente de Poliestireno expandido (unicel) de 500 ml de capacidad y se agregó una capa delgada de arena esterilizada encima. Se regó a capacidad de campo y se sembraron 10 semillas de maíz germinadas (previamente desinfectadas con hipoclorito de sodio al 5% durante 5 minutos y dejadas de tres a cinco días a germinación).
4. Estas macetas se mantuvieron en condiciones de invernadero por cinco semanas, durante las cuales se regaron a capacidad de campo cada 2 días.
5. Aproximadamente a las cinco semanas el riego fue suspendido para que las plantas se secaran y cuando esto sucedió se cortaron a nivel del suelo para inducir la formación de esporas.
6. Una vez cortadas las plantas de maíz se colocaron semillas de frijol germinadas (y posteriormente pasto sin germinar) y se repitieron los pasos 4 y 5.
7. Terminado el tiempo de experimento, el suelo de las macetas fue extraído junto con las raíces restantes en las mismas, se colocó en una bolsa de polietileno etiquetada y se almacenó a temperatura ambiente hasta su revisión.

II.4.2.2 Extracción de esporas

Para la extracción de esporas se utilizó la técnica de tamizado húmedo y decantación (Gerdemann y Nicolson 1963) y centrifugación con gradiente de sacarosa (Daniels y Skipper 1982) modificadas por Hernández-Cuevas et al. (2008). La extracción se llevó a cabo en las muestras de suelo rizosférico colectadas y en la tierra obtenida de las macetas de propagación en cultivo multiespecífico.

Especificaciones del uso de la técnica:

1. De cada muestra de suelo procesado y almacenado se extrajeron muestras con un peso de 50g y se colocaron en bolsas de polietileno etiquetadas.
2. El suelo de cada muestra fue vaciado en un vaso de precipitado de 1000 ml, se adicionó agua corriente hasta 3 cm por debajo del borde.
3. Se agregó jabón líquido a la muestra y se revolvió con una espátula. Se dejó reposar hasta que la tierra se precipitara en el fondo del vaso. Paralelamente se prepararon los tamices en orden ascendente de apertura de malla (45, 61, 120 y 190 μ) y se colocaron dentro de una tarja.
4. Se decantó el sobrenadante sobre la serie de tamices. Se trasladaron los restos en los tamices de 45, 61, 120 y 190 μ a tubos de centrifuga con ayuda de una pipeta y fueron equilibrados con agua corriente. Las muestras se centrifugaron a 2000 rpm durante 5 minutos.
5. El sobrenadante de los tubos fue vertido en una bomba de vacío (Air Cadet® Mod. 7059-42), en la cual fue colocada previamente una membrana millipore de 0.45 μ para retener en ella las esporas. El agua fue extraída y con la ayuda de una pinza de punta fina la membrana fue colocada en una caja de petri debidamente etiquetada.

II.4.2.3. Identificación de las especies de HMA

La Identificación de las especies de HMA está basada en el análisis de estructuras subcelulares de las esporas asexuales. La morfología del micelio interno y externo de los HMA es prácticamente indistinguible entre las especies del mismo género y entre géneros; en contraste, las estructuras subcelulares de las esporas están altamente conservadas y son fenotípicamente estables, independientemente del ambiente y la planta hospedera; de esta manera, las esporas son la única parte del organismo del hongo que puede utilizarse para delimitar las especies (Bagyaraj y Stürmer 2012).

La determinación de las especies de HMA presentes en la rizósfera de los mangles, se realizó identificando las esporas extraídas de las muestras colectadas en el campo y las esporas obtenidas con las macetas de propagación multiespecífica. Las esporas extraídas de cada muestra fueron montadas en portaobjetos. El montaje se realizó con ayuda del microscopio estereoscópico, tomando las esporas extraídas con ayuda de una aguja de disección muy fina y colocándolas sobre un portaobjetos con alcohol polivinílico (PVLG) + reactivo de Melzer. La identificación de especies se llevó a cabo con la ayuda de un microscopio óptico y los objetivos de 10X, 40X, 60X y 100X; de estos propágulos se registró el arreglo, consistencia, forma, tamaño, color, textura de la pared, capas que componen la pared (tipo de pared, número de capas, grosor, color y ornamentación de cada una), tipo de hifa de sostén, estructuras auxiliares y cicatrices (Schenck y Pérez 1988; Peterson et al. 2004).

Las descripciones se compararon con las de Schenk y Pérez (1988), las de International Culture Collection of Arbuscular and Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM) (invam.caf.wvu.edu), las del sitio de internet de Janusz Blaszkowski (<http://www.agro.ar.szczecin.pl/~jblaszkowski/Species%20descriptions%20of%20AMF.html>) y las de Arthur Schüßler (<http://www.lrz.de/~schuessler/amphylo/>). Lo anterior se llevó a cabo con la ayuda de la M en C. Laura Hernández Cuevas en el laboratorio de Micorrizas del centro de investigación científica biológica de la Universidad Autónoma de Tlaxcala. Las especies de HMA identificadas se nombraron de acuerdo a Schüßler y Walker (2010).

II.4.2.4 Riqueza, composición y frecuencia relativa de especies de HMA

Con las esporas extraídas de la rizósfera de los mangles en las unidades de estudio se evaluaron los siguientes parámetros:

1. Riqueza de especies, definida como: el número de especies en cada unidad, en la rizósfera de cada especie de manglar y en cada temporada de colecta.
2. Composición de especies, definida como: los grupos taxonómicos a nivel de especie que se hallaron en cada unidad, en la rizósfera de cada especie de manglar y en cada temporada de colecta.
3. Frecuencia relativa de especies, definida como: el número de veces que se encuentra una especie en las unidades de estudio, en la rizósfera de cada especie de manglar y en cada temporada de colecta (Número de individuos de mangle muestreados en los que se encontró la especie de HMA / Total de individuos muestreados). Donde el número 1 indica que la especie de HMA se halla presente en la rizósfera de todos los individuos de mangle muestreados y el número 0 indica que la especie de HMA no se halló en la rizósfera de ninguno de los individuos de mangle muestreados.

II.4.2.5. Densidad de esporas

Los patrones de densidad de esporas de los HMA reflejan la tendencia a esporular bajo cierta variedad de condiciones ambientales (D'Souza y Felinov 2013b). Una vez montadas las esporas en portaobjetos, se cuantificó el número de esporas totales en cada placa y se dividió entre los gramos de suelo utilizados en la extracción (50 g). Adicionalmente se contabilizó el número de esporas con contenido celular de cada placa para evaluar de manera indirecta la viabilidad de estos propágulos (esporas potencialmente viables = número de esporas con contenido celular / número total de esporas en la muestra).

II.4.3. Raíces

II.4.3.1. Tinción de raíces

Las raíces colectadas (120 muestras: 20 por unidad de muestreo, en dos temporadas de colecta) fueron procesadas en el laboratorio del Departamento de Ecología Tropical, perteneciente CCBA de la Universidad Autónoma de Yucatán. Para cuantificar la colonización de HMA en las raíces colectadas, éstas se tiñeron siguiendo el procedimiento de Phillips y Hayman (1970), modificado por Hernández-Cuevas et al. (2008).

Especificaciones del uso de la técnica:

1. El baño maría fue sustituido por el uso del microondas tal como especifica la técnica.
2. Cuando las raíces se observaban aún rígidas (raíces muy lignificadas) luego de calentarlas 5 minutos en microondas con KOH al 10%, se colocaban otros 2 minutos y medio, una y máximo dos veces más para que las raíces terminaran de liberar los taninos y se ablandaran. Para evitar que el tejido de las raíces se degradase con el calor extra impuesto con el KOH, éstas no fueron calentadas con el azul de tripano, en cambio permanecieron sumergidas en la tinción 24 horas y posteriormente fueron enjuagadas.

II.4.3.2. Cuantificación del porcentaje de colonización micorrízica arbuscular

Esta medida estima el crecimiento de un hongo o de una comunidad fúngica dentro de la corteza de la raíz (Bagyaraj y Stürmer 2012). Para cuantificar el porcentaje de colonización en las raíces se siguió el procedimiento de McGonigle et al. (1990), modificado por Hernández-Cuevas et al. (2008).

El porcentaje de colonización se estimó aplicando la siguiente fórmula:

$$\% \text{ de colonización} = \frac{\text{número de campos colonizados}}{\text{número total de campos observados}} \times 100$$

El conteo del porcentaje de colonización se llevó a cabo por estructura fúngica dentro de la raíz (hifas, vesículas, esporas, arbuscúlos y ovillos) y se contabilizó también el porcentaje total de colonización (se cuentan todas las estructuras fúngicas dentro de la raíz).

II.4.4. Análisis estadísticos

A los datos de la riqueza y a los de composición de especies de HMA en la rizósfera de los mangles se les realizó un análisis de clasificación con el paquete estadístico PC-ORD versión 5.10 (1991-2006), esto con la finalidad de determinar qué tan diferentes eran los factores (unidades y las temporadas de colecta) en cuanto a estas dos variables. La distribución de los datos del porcentaje de colonización micorrízica arbuscular en las raíces y de la densidad de esporas en la rizósfera (totales y potencialmente viables) fue evaluada con la prueba Kolmogorov-Smirnov con el paquete estadístico SigmaStat versión 3.5 (2006). Dado que los datos no cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza, se llevaron a cabo pruebas de U de Mann-Whitney con la finalidad de determinar si existían diferencias significativas entre estas variables fúngicas, en las diferentes temporadas de colecta y entre las unidades de muestreo. Esto se llevó a cabo con el paquete estadístico STATISTICA versión 8.0 (1984-2007).

II.5. RESULTADOS

II.5.1. Composición y frecuencia relativa de especies de HMA

Se registraron un total de 16 especies de hongos micorrizógenos arbusculares en la rizósfera de *A. germinans* y *C. erectus*, pertenecientes a 10 géneros y 5 familias (cuadro II.5.1 y cuadro A.5 en la sección de anexos). De las 16 especies registradas, tres no pudieron ser identificadas a nivel de especie debido a la inmadurez de las estructuras (*Scutellospora* sp. 1 y *Scutellospora* sp. 2) y el mal estado de las esporas extraídas (*Gigaspora* sp). En las macetas de propagación se encontró una especie no registrada en las extracciones de campo, *Racocetra* sp., la cual no pudo ser identificada a nivel especie debido a la inmadurez de sus estructuras.

La composición de especies de HMA identificadas en la rizósfera de cada especie de mangle y aquella registrada en cada una de las temporadas de muestreo fue distinta (Fig II.5.2). *Funneliformis* aff. *mosseae*, *S. rubiformis* y *Diversispora* aff. *spurca* fueron encontradas únicamente en las rizósferas de *Avicennia germinans*, así como *Glomus hyderabadensis*, *Gigaspora candida*, *Gigaspora* sp., *Racocetra* aff. *fulgida*, *Racocetra* aff. *gregaria*, *Scutellospora* sp. 1 y *Scutellospora* sp. 2 fueron encontradas únicamente en las rizósferas de *Conocarpus erectus*. Por otro lado, *Acaulospora scrobiculata*, *D. aff. spurca*, *Gigaspora* sp. y *Scutellosa* sp.1 no fueron halladas en temporada de lluvias, del mismo modo que *F. aff. mosseae*, *G. hyderabadensis* y *Sclerosystis rubiformis* no fueron halladas en la temporada de sequía. De acuerdo al análisis de clasificación, las unidades de *A. germinans* fueron las más similares entre si en cuanto a la composición de especies, con aproximadamente 65% de similitud, estando éstas separadas de la unidad de *C. erectus* (Fig II.5.1).

Las especies más frecuentes, presentes en todos los sitios y en ambas temporadas de colecta, fueron *Claroideoglomus etunicatum* y *Funneliformis geosporus* (cuadro II.5.1).

II.5.2. Riqueza de especies de HMA

En la temporada de sequía se registró la mayor riqueza de HMA con un total de 13 especies (riqueza por unidades: isla de *A. germinans* = 4, *A. germinans* tierra adentro = 5 y *C. erectus* tierra adentro = 11 especies), mientras que la menor riqueza se registró en la temporada de lluvias, con un total de 12 especies (riqueza por unidades: Isla de *A. germinans* = 6, *A. germinans* tierra adentro = 6 y *C. erectus* tierra adentro = 10 especies). La mayor riqueza de especies de HMA se registró en la rizósfera de *C. erectus* para ambas temporadas, con un total de 13 especies y la menor riqueza se registró en la rizósfera de *A. germinans* de ambas unidades de estudio, con un total de 7 especies en cada una.

De acuerdo con el análisis de clasificación (figura II.5.2), los sitios más similares en cuanto a la riqueza de especies fueron los de *A. germinans* en ambas temporadas, con aproximadamente 70% de similitud, estando separadas de la unidad de *C. erectus*.

Cuadro II.5.1. Listado de especies de HMA registradas en la rizósfera de *A. germinans* y *C. erectus* y su frecuencia relativa en las unidades de estudio.

Orden	Familia	Especie	Lluvias			Sequía			Lluvias	Sequía	Total
			A-I	A-T	C-T	A-I	A-T	C-T			
Glomerales	Claroideoglomeraceae	<i>Claroideoglosum etunicatum</i> (W.N. Becker & Gerd.) C. Walker & Schüßler	0.55	1.00	1.00	0.55	0.90	1.00	0.850	0.817	0.833
		<i>Funneliformis geosporus</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & Schüßler	0.85	1.00	0.95	0.25	0.60	0.95	0.933	0.600	0.767
	Glomeraceae	<i>Funneliformis</i> aff. <i>mosseae</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & Schüßler	-	0.05	-	-	-	-	0.017	-	0.008
		<i>Septoglosum constrictum</i> (Trappe) Sieverd., G. A. Silva & Oehl.	0.10	0.35	0.20	0.25	0.60	0.1	0.217	0.317	0.267
		<i>Glomus hyderabadensis</i> Swarapu, Kunwar, Prasad & Manohar	-	-	0.05	-	-	-	0.017	-	0.008
		<i>Sclerosystis rubiformis</i> Gerd. & Trappe	0.05	-	-	-	-	-	0.017	-	0.008
		<i>Sclerosystis sinuosa</i> Gerd. & B.K. Baksh	0.20	0.35	0.60	-	-	0.10	0.383	0.033	0.208
		<i>Acaulospora kentinensis</i> (C.G. Wu & Y.S. Liu) Kaonongbua, J.B. Morton & Bever	0.10	0.65	0.90	-	0.40	0.90	0.550	0.433	0.492
	Acaulosporaceae	<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe	-	-	-	-	-	0.40	-	0.133	0.067
	Diversisporaceae	<i>Diversispora</i> aff. <i>spurca</i> (C.M. Pfeiff., C. Walker & Bloss) C. Walker & A. Schüßler	-	-	-	0.05	0.05	-	-	0.033	0.017
Diversisporales	Gigasporaceae	<i>Gigaspora candida</i> Bhattacharjee, Mukerji, J.P. Tewari & Skoropad	-	-	0.35	-	-	0.10	0.117	0.033	0.075
		<i>Gigaspora</i> sp.	-	-	-	-	-	0.05	-	0.017	0.008
		<i>Racocetra</i> aff. <i>fulgida</i> (Koske & C. Walker) Oehl, F.A. Souza & Sieverd.	-	-	0.20	-	-	0.10	0.067	0.033	0.050
		<i>Racocetra</i> aff. <i>gregaria</i> (N.C. Schenck & T.H. Nicolson) Oehl, F.A. Souza & Sieverd.	-	-	0.10	-	-	0.10	0.033	0.033	0.033
		<i>Racocetra</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		<i>Scutellospora</i> sp. 1	-	-	-	-	-	0.05	-	0.017	0.008
	<i>Scutellospora</i> sp. 2	-	-	0.05	-	-	0.05	0.017	0.017	0.017	

A-I = unidad isla de *A. germinans*, A-T = unidad de *A. germinans* tierra adentro, C-T = unidad de *C. erectus* tierra adentro. Los guiones en los recuadros indican una frecuencia relativa igual a 0 (ausencia de la especie).

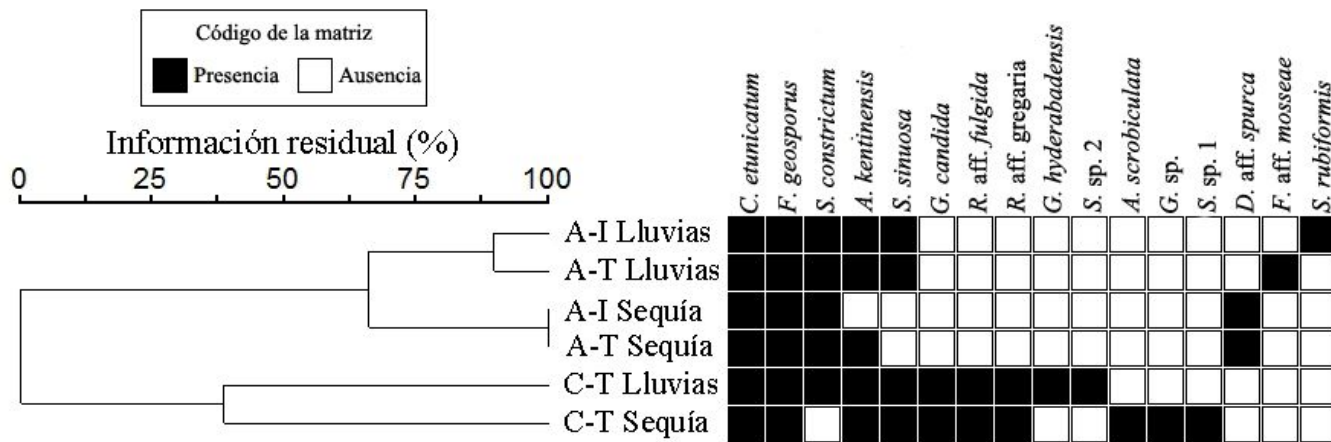


Figura II.5.1. Gráfico del análisis de clasificación de la composición de especies de HMA en las unidades de estudio y matriz de presencia y ausencia de las mismas.
 A-I = unidad isla de *A. germinans*, A-T = unidad de *A. germinans* tierra adentro, C-T = unidad de *C. erectus* tierra adentro.

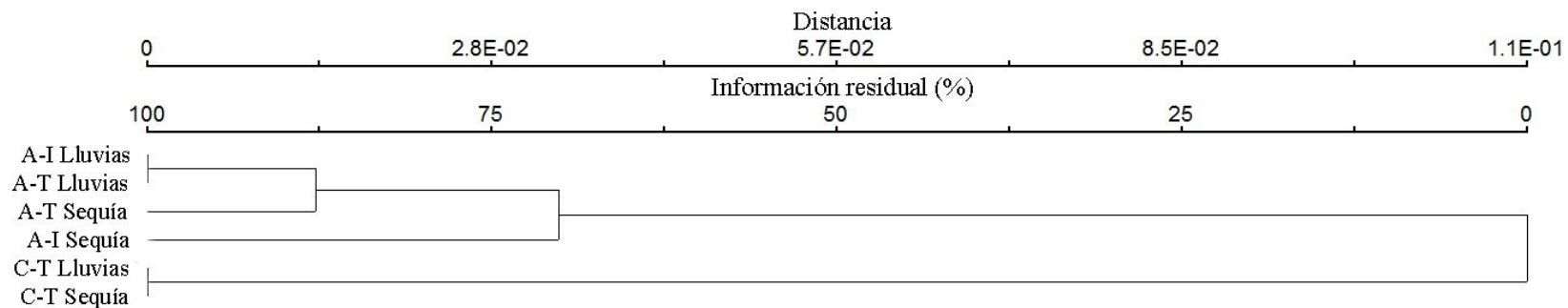


Figura II.5.2. Gráfico del análisis de clasificación para la riqueza de especies de HMA.
 A-I = unidad isla de *A. germinans*, A-T = unidad de *A. germinans* tierra adentro, C-T = unidad de *C. erectus* tierra adentro.

II.5.3. Densidad de esporas de HMA

En la rizósfera de *A. germinans* se registró una densidad de esporas (totales y potencialmente viables) menor que en la de *C. erectus* (cuadro II.5.2). La prueba U de Mann Whitney mostró diferencias significativas en la densidad de esporas (totales y potencialmente viables) entre las unidades de muestreo (cuadro II.5.2 y II.5.3). No se encontraron diferencias significativas entre temporadas de colecta para ninguna de las unidades estudiadas (cuadro II.5.4).

II.5.4. Porcentaje de colonización micorrízica arbuscular

Ambas especies de manglar presentaron colonización micorrízica arbuscular. En las unidades de tierra adentro se identificaron colonizaciones tipo Arum y tipo Paris. En la unidad “isla”, dados los escasos niveles de colonización, el tipo de colonización no fue identificado.

El menor porcentaje de colonización de todas las estructuras fúngicas y la total se observó en las raíces de *A. germinans* (sin diferencias significativas entre la unidad de isla y la de tierra adentro de esta especie) (cuadros II.5.2 y II.5.3), siendo estadísticamente diferente del registrado en *C. erectus* (para todas las estructuras excepto para la colonización por arbusculos y por ovillos). Ni los análisis de varianza (colonización total, por hifas y por esporas en la unidad *C. erectus* tierra adentro; cuadro II.5.5), ni la prueba U de Mann-Whitney (cuadro II.5.4) arrojaron diferencias significativas entre temporadas de colecta para el porcentaje de colonización.

Cuadro II.5.2. Valores promedio del porcentaje de colonización total y por estructura fúngica cuantificado en las raíces y de la densidad de esporas en la rizósfera.

Temporada	Unidad de muestreo	ColT (%)	ColH (%)	ColV (%)	ColE (%)	ColAr (%)	ColO (%)	DEv (esporas viables/gr)	DEt (esporas/gr)
Lluvias	Isla de <i>A. germinans</i>	0.27	0.17	0.06	0.11	0.00	0.00	0.02	0.19
		±0.14	±0.12	±0.06	±0.07	±0.00	±0.00	±0.02	±0.06
	<i>A. germinans</i> tierra adentro	b	b	b	b	a	a	b	c
		4.49	4.30	0.99	1.60	0.00	2.22	0.02	0.84
		±3.02	±2.98	±0.69	±1.05	±0.00	±2.15	±0.01	±0.28
		b	b	b	b	a	a	b	b
<i>C. erectus</i> tierra adentro	49.60	46.42	19.35	31.30	0.11	1.14	0.08	4.93	
	±6.08	±6.28	±4.39	±4.54	±0.07	±0.58	±0.02	±0.99	
Sequía	Isla de <i>A. germinans</i>	a	a	a	a	a	a	a	a
		0.49	0.38	0.00	0.11	0.00	0.00	0.03	0.09
	<i>A. germinans</i> tierra adentro	±0.23	±0.18	±0.00	±0.07	±0.00	±0.00	±0.02	±0.04
		b	b	b	b	a	a	b	c
		6.37	5.22	1.70	3.74	0.00	0.29	0.02	0.88
		±2.64	±2.15	±0.90	±1.98	±0.00	±0.29	±0.01	±0.37
<i>C. erectus</i> tierra adentro	b	b	b	b	a	a	b	b	
	43.49	46.74	15.77	24.23	0.00	0.59	0.10	6.56	
a	a	a	a	a	a	a	a	a	

± = error estándar. Las letras debajo de cada error estándar señalan dentro de cada temporada cuáles sitios presentaron diferencias significativas entre si con la prueba U Mann-Whitney (letras iguales = no hay diferencias significativas $p > 0.05$; letras diferentes = hay diferencias significativas $p \leq 0.05$) (Estadísticos de contraste de la prueba presentados en el cuadro II.5.3.); ColT = % de colonización total, ColH = % de colonización por hifas, ColV = % de colonización por vesículas, ColE = % de colonización por esporas, ColA = % de colonización por arbusculos, ColO = % de colonización por ovidos, DEv = densidad de esporas potencialmente viables, DEt = densidad de esporas totales.

Cuadro II.5.3. Estadísticos de contraste de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables de colonización y densidad de esporas de HMA en cada temporada de muestreo, entre unidades de colecta.

V	T	A vs B			B vs C			A vs C		
		U	Z	p	U	Z	p	U	Z	p
ColT	Lluvias	165.0	-1.204	n.s.	18.5	-4.996	*	2.0	-5.536	*
	Sequía	132.0	-2.160	n.s.	39.0	-4.401	*	16.0	-5.180	*
ColH	Lluvias	157.5	-1.646	n.s.	27.0	-4.808	*	11.0	-5.410	*
	Sequía	132.0	-2.160	n.s.	38.0	-4.430	*	16.0	-5.180	*
ColV	Lluvias	189.0	-0.651	n.s.	37.0	-4.713	*	21.0	-5.235	*
	Sequía	160.0	-2.079	n.s.	60.5	-4.034	*	40.0	-4.888	*
ColE	Lluvias	167.0	-1.348	n.s.	20.5	-5.018	*	12.0	-5.085	*
	Sequía	176.0	-1.045	n.s.	49.0	-4.284	*	23.5	-5.104	*
ColA	Lluvias	200.0	0.0	n.s.	180.0	-1.432	*	180.0	-1.432	n.s.
	Sequía	200.0	0.0	n.s.	200.0	0.0	n.s.	200.0	0.0	n.s.
ColO	Lluvias	180.0	-1.432	n.s.	153.5	-1.720	n.s.	130.0	-2.860	n.s.
	Sequía	190.0	-1.000	n.s.	143.5	-2.187	n.s.	130.0	-2.859	n.s.
DEv	Lluvias	191.0	0.295	n.s.	84.5	-3.299	*	89.0	-3.152	*
	Sequía	172.0	-0.963	n.s.	89.0	-3.130	*	79.5	-3.489	*
DEt	Lluvias	85.0	-3.122	*	39.0	-4.356	*	6.0	-5.262	*
	Sequía	66.0	-3.645	*	36.0	-4.439	*	1.0	-5.396	*

Tamaño de muestra = 20; A = isla de *A. germinans*; B = *A. germinans* tierra adentro; C = *C. erectus* tierra adentro; V = variable; ColT = % de colonización total, ColH = % de colonización por hifas, ColV = % de colonización por vesículas, ColE = % de colonización por esporas, ColA = % de colonización por arbusculos, ColO = % de colonización por ovillos, DEv = densidad de esporas potencialmente viables, DEt = densidad de esporas totales; * = $p \leq 0.05$; n.s. = $p > 0.05$ (Rangos en el cuadro A.3, en la sección de anexos).

Cuadro II.5.4. Estadísticos de contraste de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables de colonización y densidad de esporas de HMA en cada sitio, entre la temporada de lluvias y la de sequía.

Variable	Unidad	U	Z	p
	Isla de <i>A. germinans</i>	193.5	-0.252	n.s.
ColT	<i>A. germinans</i> tierra adentro	162.5	-1.127	n.s.
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	-	-	-
	Isla de <i>A. germinans</i>	179.0	-0.914	n.s.
ColH	<i>A. germinans</i> tierra adentro	157.5	-1.298	n.s.
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	-	-	-
	Isla de <i>A. germinans</i>	190.0	1.000	n.s.
ColV	<i>A. germinans</i> tierra adentro	389.0	-0.914	n.s.
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	184.0	0.434	n.s.
	Isla de <i>A. germinans</i>	200.0	0.000	n.s.
ColE	<i>A. germinans</i> tierra adentro	197.0	0.111	n.s.
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	-	-	-
	Isla de <i>A. germinans</i>	200.0	0.000	n.s.
ColA	<i>A. germinans</i> tierra adentro	200.0	0.000	n.s.
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	180.0	1.432	n.s.
	Isla de <i>A. germinans</i>	200.0	0.000	n.s.
ColO	<i>A. germinans</i> tierra adentro	190.0	0.554	n.s.
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	197.5	0.080	n.s.
	Isla de <i>A. germinans</i>	174.0	0.898	n.s.
DEv	<i>A. germinans</i> tierra adentro	185.0	-0.489	n.s.
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	182.5	-0.478	n.s.
	Isla de <i>A. germinans</i>	141.0	1.623	n.s.
DEt	<i>A. germinans</i> tierra adentro	159.5	1.098	n.s.
	<i>C. erectus</i> tierra adentro	182.0	-0.487	n.s.

Tamaño de muestra = 20; ColT = % de colonización total, ColH = % de colonización por hifas, ColV = % de colonización por vesículas, ColE = % de colonización por esporas, ColA = % de colonización por arbusculos, ColO = % de colonización por ovillos, DEv = densidad de esporas potencialmente viables, DEt = densidad de esporas totales; * = $p \leq 0.05$; n.s. = $p > 0.05$ (Rangos en el cuadro A.4, en la sección de anexos). Los guiones indican que la comparación de los grupos se llevó a cabo con un análisis de varianza de un factor, los valores se presentan en el cuadro II.5.5.

Cuadro II.5.5. Resumen del análisis de varianza de un factor. Comparación de la colonización micorrízica arbuscular total, por hifas y por esporas en la unidad *C. erectus* tierra adentro, entre la temporada de lluvias y la de sequía.

Variable	Unidad	Suma de cuadrados	gl	Medias cuadráticas	F	p
ColT	<i>C. erectus</i> tierra adentro	373.15	1	373.15	0.529	n.s.
ColH	<i>C. erectus</i> tierra adentro	1.02	1	1.02	0.001	n.s.
ColE	<i>C. erectus</i> tierra adentro	499.51	1	499.51	1.260	n.s.

Tamaño de muestra = 20; ColT = % de colonización total; ColH = % de colonización por hifas; ColE = % de colonización por esporas; * = $p \leq 0.05$; n.s. = $p > 0.05$.

II.6. DISCUSIÓN

II.6.1. Composición y frecuencia relativa de especies de HMA

De acuerdo con los registros de Varela y Trejo (2001), Guadarrama et al. (2007), Bárcenas-Ortega et al. (2011) y Montaña et al. (2012), *Glomus hyderabadensis* y *Gigaspora candida* representan nuevos registros para México. De acuerdo con los registros de Carrillo et al. (2002) y Ramos et al. (2010), todas las especies de HMA reportadas en este estudio, a excepción de *Glomus mosseae* y *F. geosporus*, representan nuevos registros para el estado de Yucatán.

Algunas de las 16 especies de hongos micorrizógenos arbusculares encontradas en la rizósfera de *A. germinans* y *C. erectus* en el presente estudio han sido reportadas en otros estudios en ecosistemas de manglar (cuadro II.6.1). De acuerdo con Montaña et al. (2012), *C. etunicatum*, *F. geosporus*, *Sclerosystis sinuosa* y *R. fulgida* son especies de HMA reportadas en vegetación de líneas de costa en México. D'Souza y Felinov (2013a) llevaron a cabo un estudio en los manglares de Goa, en India donde reportan a *Glomus* como el género dominante, seguido por *Acaulospora*, *Scutellospora*, *Gigaspora* y finalmente *Entrophospora*. Los mismos autores, en otro estudio de la zona (D'Souza y Felinov 2013b) encontraron a *Glomus* como el género dominante, seguido de *Acaulospora*, *Rhizophagus*, *Funneliformis* y *Racocetra*. Las especies de hongos presentes en determinados ecosistemas pueden estar particularmente adaptadas a las condiciones ambientales prevaescentes en estos (Krishna 2005; Egerton-Warburton et al. 2007; D'Souza y Felinov 2013a). Las especies de HMA que se encuentran en los manglares de "La Carbonera" y que han sido reportados en otros manglares pueden poseer características en común que les permitan desarrollarse en las particulares condiciones ambientales de los ecosistemas de manglar. Estas especies, tal como establecen Wang et al. (2010), se encuentran probablemente adaptadas a las condiciones de inundación y salinidad de estos ecosistemas.

Cuadro II.6.1. Especies de HMA registradas en La Carbonera que han sido reportadas en otros ecosistemas de manglar.

Especie de HMA	Ramírez Viga 2011 (Río Lagartos, México)	Wang et al. 2010 (río Pearl, China)	Kumar y Ghose 2008 (Sundarbans, India)	D'Souza y Felinov 2013a (Goa, India)	D'Souza y Felinov 2013b (Goa, India)
<i>Acaulospora scrobiculata</i>	**	*		*	**
<i>Claroideoglomus etunicatum</i>	**		*		
<i>Funneliformis geosporus</i>	**	*	*	*	
<i>Sclerosystis rubiformis</i>	*	*			*
<i>Glomus mosseae</i>				*	
<i>Racocetra gregaria</i>					*

* = especie de HMA reportada en el estudio; ** = especie de HMA que se hallaba entre las más abundantes en el área del estudio.

La composición de especies de HMA fue distinta entre la unidad de *Conocarpus* y las unidades de *Avicennia*. Las unidades tierra adentro son distintas a la unidad de isla de *Avicennia* en cuanto al ambiente edáfico (capítulo 1). Las condiciones ecológicas externas a la interfaz de la micorriza (e.g. luz, humedad, suministros de fósforo y nitrógeno) pueden afectar a las comunidades de plantas y a las de HMA de manera directa e indirecta, de modo que, de acuerdo con Read (1991), aún cuando los HMA se pueden asociar con determinadas especies de plantas, sus requisitos ambientales trascienden la preferencia por un hospedero particular, de modo que la estructura de la comunidad de HMA se explica principalmente por las condiciones edafoclimáticas de la zona (Read 1991).

Por otro lado, las comunidades vegetales y de HMA se influyen mutuamente (Read 1991; Burrows y Pflieger 2002) y dado que cada especie de planta y de hongo tiene características particulares de plasticidad ante los cambios del ambiente en el que se desarrollan (Krishna 2005; Egerton-Warburton et al. 2007; D'Souza y Felinov 2013a) y en cuanto a los mecanismos de exploración del suelo, protección contra patógenos y adquisición de agua y nutrientes, diferentes especies de plantas se benefician en diferente grado de la asociación con diferentes taxas de HMA (van der Heijden et al. 1998; Smith y Read 2008), resultando en, no una especificidad de determinada especie de HMA y determinada especie de planta, sino una complementariedad funcional, donde la planta mantiene a una serie de hongos que complementan las funciones de la raíz, en lugar de una comunidad de hongos funcionalmente redundantes (Koide 2000). Entonces, el hecho de que exista una diferencia entre los taxas de hongos hallados en la rizósfera de una y otra especie de mangle en La Carbonera, sugiere que puede existir una complementariedad funcional que requiere ser explorada.

El cambio de composición de especies de HMA entre las dos temporadas de muestreo podría estar reflejando el efecto de la estacionalidad en los HMA, sobre todo en las unidades de *Avicennia*, pues las especies de HMA poseen respuestas diferenciales a los cambios en el ambiente, producto del cambio de estación (Bajwa et al. 2001; Peterson et al. 2004; D'Souza y Felinov 2013b).

Las especies de HMA más frecuentes en este estudio, en todas las unidades y en ambas temporadas (también reportadas entre las más frecuentes en otro manglar de la costa de Yucatán y en la India; cuadro II.6.1), fueron *Claroideoglopus etunicatum* y *Funneliformis geosporus*. Estas especies mostraron valores de frecuencia relativa mayores en las unidades tierra adentro, en comparación con la de isla y de las especies registradas en ambas temporadas de colecta, todas (excepto *Septoglopus constrictum* y *Scutellospora* sp. 2) se registraron con valores de frecuencia relativa mayores en la temporada de lluvias. Esto se debe a que en la unidad de isla la cantidad de esporas fue significativamente menor y por tanto muchas de las muestras revisadas poseían cero esporas (muestras que son tomadas en cuenta en el cálculo de la frecuencia relativa); adicionalmente, esta variación en los valores de frecuencia relativa es reflejo del cambio de composición de especies entre unidades y entre temporadas de muestreo.

II.6.2. Riqueza de especies de HMA

D'Souza y Felinov (2013b), realizaron sus colectas en tres temporadas: premonzón, monzón y postmonzón, encontrando la mayor riqueza de especies de HMA en época de premonzón (9 especies) (equivalente a una temporada sin lluvias) y la menor en época de monzón (4 especies) (equivalente a una temporada de lluvias). En los manglares de La Carbonera la tendencia de una menor riqueza en lluvias se presentó también, solamente por una especie (13 especies en sequía y 12 en lluvias). Los análisis estadísticos realizados por D'Souza y Felinov (2013) reportan que la temporalidad y el hospedero tuvieron efectos significativos sobre la densidad de esporas y la riqueza de especies. De acuerdo a los análisis de clasificación de riqueza de HMA en La Carbonera, el hospedero o el ambiente asociado a éste, al igual que la temporalidad, se encuentran relacionados con la variación de la riqueza y la composición de HMA, coincidiendo con lo reportado por los autores mencionados.

Típicamente, en los estudios de campo se registran de cinco a 30 especies de HMA en un determinado sitio (Douds and Millner 1999). A pesar de que la inundación y los potenciales redox pueden influenciar el número de esporas y la colonización radical, las plantas acuáticas pueden albergar números tan elevados de riqueza de especies como las plantas terrestres (Zhang et al. 2014). En estudios llevados a cabo en ecosistemas de

manglar se reportan de seis a 44 especies de HMA (Kumar y Ghose 2008: 44; Wang et al. 2010: 6; Ramírez-Viga 2011: 17; D'Souza y Felinov 2013a: 28; D'Souza y Felinov 2013b: 11). Los valores de riqueza registrados en el presente estudio se hallan dentro de tal intervalo.

En la rizósfera de *C. erectus* se registró la mayor riqueza de especies de HMA, esto puede estar relacionado con el hecho de que este sitio posee una mayor riqueza de especies vegetales y las condiciones edáficas podrían ser más favorables para el desarrollo de los micobiontes que en las unidades de *Avicennia*. *C. erectus* suele asociarse con vegetación de otros ecosistemas (tales como dunas y selvas secas), presentando de este modo una mayor riqueza de especies de plantas asociadas con respecto a áreas dominadas por *A. germinans*, *L. racemosa* y *R. mangle* (Reynoso y Santana 2008). Se han reportado relaciones positivas entre los números de esporas de HMA y los números de especies de plantas en una comunidad, lo que apoya las observaciones de que la riqueza de especies de plantas se halla en ocasiones positivamente correlacionada con la biomasa fúngica (van der Heijden et al. 1998; Hedlund et al. 2003); de acuerdo con Burrows y Pflieger (2002), la composición de la comunidad de HMA puede ser fuertemente influenciada por las especies de hospedero a través de efectos diferenciales en el crecimiento hifal y producción de esporas y en cambio, la estructura de la comunidad de plantas puede ser influenciada por la composición específica de los HMA asociados y la eficiencia de cada una de las especies de hongos en promover el crecimiento de cada hospedero. Mientras más diversa sea la comunidad de hospederos, la probabilidad de que contenga especies de plantas que difieran en su habilidad de mantener especies de HMA particulares se incrementa también, por tanto conduciendo a un incremento en la riqueza total de especies de HMA (Burrows y Pflieger 2002).

Las unidades de *A. germinans* presentan, en comparación con la unidad de *C. erectus*, mayor contenido de humedad en el suelo (que promueve condiciones reductoras), mayor contenido de materia orgánica y de nutrimentos y una textura del suelo más fina (que limita el drenaje del agua y el movimiento de las hifas en el sustrato). Los HMA, al ser organismos aerobios obligados (Vallino et al. 2013), se ven afectados por las condiciones anóxicas existentes en los suelos inundados (Mahmood e Iqbal 1982; Aziz et al. 1995; Cornwell et al. 2001); asimismo, el desarrollo de los HMA puede verse limitado por un nivel elevado de nutrimentos en el suelo (Al-Ghamdi y Jais 2013), ya sea porque los nutrimentos pueden influenciar la germinación de las esporas y la actividad metabólica dentro del tubo germinal y de la hifa (Krishna 2005) o porque en suelos con abundancia de algunos nutrimentos las plantas destinan los carbohidratos a actividades de crecimiento y reproducción (e.g. floración y fructificación) y los HMA se ven limitados por la disminución de carbono cedido por la planta (Read 1991; Treseder 2004). La mayor riqueza de especies de HMA en la unidad de *C. erectus* podría deberse en cierto grado a mayor riqueza de especies en tal unidad pero también es más posible que se deba a las condiciones edáficas más favorables para el desarrollo de este tipo de hongos y el mantenimiento de la simbiosis (más oxígeno en el sustrato, textura que facilita el movimiento de las hifas y menor contenido de materia orgánica y nutrimentos).

II.6.3. Porcentaje de colonización y densidad de esporas de HMA

Los valores del porcentaje de colonización micorrízica arbuscular en las raíces de *C. erectus* y *A. germinans* se encuentran dentro de los intervalos de valores reportados en otros estudios de ecosistemas de manglar para *Conocarpus erectus* (50-57%; Ramírez-Viga, 2011), mangles del género *Avicennia* (1.19-20%; Kumar and Ghose 2008; Wang et al. 2010) y otras especies de manglar (0.8-76%; Lingán et al. 1999; Sengupta y

Chaudhuri, 2002; Kumar and Ghose 2008; Wang et al. 2010). Los valores registrados de densidad de esporas se encuentran en el intervalo de lo reportado por Echeverría (2006) en un Petén de Yucatán, quien reporta una densidad de 0.2 a 3.6 esporas por gramo de suelo en tal ecosistema y de manera particular para *C. erectus* 2.8 esporas por gramo de suelo.

En la unidad “*C. erectus* tierra adentro” se halló la mayor densidad de esporas totales, seguida de la unidad “*A. germinans* tierra adentro” y finalmente la unidad “isla de *A. germinans*”, con diferencias significativas entre las unidades. La densidad de esporas potencialmente viables fue mayor en la unidad de *Conocarpus* y menor en las unidades de *Avicennia* (sin diferencias significativas entre las unidades de esta especie). Del mismo modo, el porcentaje de colonización micorrízica arbuscular fue significativamente menor en las raíces de *Avicennia* que en las de *Conocarpus*, con alrededor del 0.5-14% de la colonización total hallada en *Conocarpus*. De acuerdo con Muthukumar et al. (2004), en los suelos húmedos e inundados se registran valores menores de densidad de esporas de HMA por gramo de suelo, en comparación con suelos poco húmedos o secos. Esto posiblemente debido al movimiento del agua que arrastra a las esporas a otros sitios. Ramos-Zapata et al. (2011) sugieren que en dunas costeras de Yucatán, en la temporada de lluvias muchas esporas son transportadas por el flujo de agua desde ecosistemas vecinos (e.g. selva baja) hasta las dunas; si el flujo de agua promueve tal arrastre desde ecosistemas con mayor elevación sobre el nivel del mar hacia aquellos con una elevación menor, es probable también que la corriente de la marea que ingresa a los sistemas de *A. germinans* arrastre a las esporas fuera de éstos.

Los factores edáficos pueden influenciar la presencia o ausencia de determinadas especies de HMA, en particular la inundación (Miller 2000). De acuerdo con la literatura (Mahmood e Iqbal 1982; Aziz et al. 1995; Cornwell et al. 2001; Al-Ghamdi y Jais 2013; Read 1991; Tresed 2004; Krishna 2005), las condiciones del suelo en la unidad de *C. erectus* son más favorables para el establecimiento de la asociación y por tanto un número mayor de especies podrían hallarse produciendo esporas (las condiciones edáficas podrían encontrarse facilitando la supervivencia de mayor número de especies de HMA en tal unidad). La mayor viabilidad potencial de las esporas en la unidad de *C. erectus* comparada con la de las otras dos unidades (al eliminar el conteo las no viables que podrían ser esporas acumuladas en el suelo de producciones pasadas) podría estar reflejando tal tendencia.

Las estructuras de HMA más abundantes en las raíces de ambas especies de mangle fueron las hifas, seguidas por las vesículas, esporas, ovidios y finalmente arbuscúlos. El mayor porcentaje de hifas encontrado y el menor porcentaje de arbuscúlos con respecto al resto de las estructuras fúngicas de la colonización coincide con lo reportado por Sengupta y Chaudhuri (2002) y Wang et al. (2010) en ecosistemas de manglar. Las hifas intercelulares viven más tiempo que los arbuscúlos, por lo que es común encontrar más hifas que otras estructuras en las raíces colonizadas. Solamente se hallaron arbuscúlos en las raíces de *C. erectus* en la temporada de lluvias, hallazgo que de acuerdo con Espinoza-Victoria (2000), nos permite afirmar la asociación micorrízica arbuscular era funcional en tal sitio al momento de la colecta, pero no necesariamente implica que en el resto de las unidades la asociación no sea funcional. La elevada proporción de vesículas halladas en las raíces indica que los HMA se hallan almacenando recursos (Espinoza-Victoria, 2000) y estas estructuras pueden preceder a la formación de arbuscúlos en las raíces (Muthukumar y Udaiyan 2002).

Los valores del porcentaje de colonización micorrízica arbuscular y la densidad de esporas potencialmente viables no presentaron diferencias significativas entre las temporadas de colecta. La colonización MA parece no ser significativamente afectada

durante eventos de inundación de corto plazo (Zhang et al. 2014). En los suelos inundados, las redes hifales retienen su viabilidad a través de las conexiones con las raíces oxigenadas de las plantas tolerantes a tales condiciones (Muthukumar et al. 2004; Sosa- Rodríguez, et al, 2009). Las especies de HMA en el sustrato del manglar de “La Carbonera” podrían hallarse adaptadas al intervalo de variación estacional existente en el ecosistema, manteniendo su viabilidad gracias a la conexión con las raíces oxigenadas de los mangles. Adicionalmente, el grado total de colonización y actividad arbuscular puede depender en cierto grado de la humedad del sitio, pero los patrones de colonización se encuentran con mayor probabilidad bajo el control de la fenología de la planta hospedera, según la asignación de recursos producto de la fotosíntesis al sistema radical (Miller 2000; Muthukumar y Udaiyan 2002).

II.7. CONCLUSIONES

Se registraron un total de 16 especies de hongos micorrizógenos arbusculares en la rizósfera de *A. germinans* y *C. erectus*, pertenecientes a 10 géneros y 5 familias. Las especies más frecuentes, presentes en todos los sitios y en ambas temporadas de colecta, fueron *Claroideoglobus etunicatum* y *Funneliformis geosporus*. *Glomus hyderabadensis* y *Gigaspora candida* representan nuevos registros para México. Todas las especies de HMA reportadas en este estudio, a excepción de *Glomus mosseae* y *F. geosporus*, representan nuevos registros para el estado de Yucatán.

La composición y frecuencia relativa de especies de HMA fueron distintas entre las unidades de *A. germinans* y la de *C. erectus*. Estas diferencias se atribuyen a diferencias de las especies de HMA en la capacidad de tolerar las condiciones ambientales de una u otra unidad. También podrían estar indicando que existe una complementariedad funcional entre las especies de mangle estudiadas y las de los HMA con los que se asocian.

En la rizósfera de *C. erectus* se registraron los valores más altos de riqueza de especies de HMA, densidad de esporas y porcentaje de colonización micorrízica arbuscular. Estas diferencias se atribuyen a que esta unidad cuenta con una mayor riqueza de especies de plantas y a las condiciones edáficas más favorables para el desarrollo de los micobiontes.

La riqueza y composición de especies de HMA presentaron variación entre las temporadas de colecta, sugiriendo que las especies presentes en los manglares estudiados poseen distintas capacidades para tolerar las variaciones ambientales generadas por la estacionalidad.

La densidad de esporas y el porcentaje de colonización no presentaron diferencias significativas entre temporadas de colecta. Esto atribuido principalmente a que esas variables pueden encontrarse acopladas a la fenología del hospedero más que a la estacionalidad ambiental.

II.8. LITERATURA CITADA

- Al-Ghamdi, A. y Jais, H. 2013. Interaction between soil textural components, flavonoids in the roots and mycorrhizal colonization in *Juniperus procera* in Saudi Arabia. *African Journal of Microbiology Research*. 7(12):996-1001.
- Allen, E., Rincón, E., Allen, M., Pérez-Jimenez, A. y Huante, P. 1998. Disturbance and Seasonal Dynamics of Mycorrhizae in a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica*. 30(2):261-274.
- Allen, M. 1996. The ecology of mycorrhizae. Cambridge University Press. Gran Bretaña. 184 pp.
- Álvarez-Sánchez, J. y Monroy, A. 2008. La simbiosis micorrízica y sus aplicaciones en la restauración ecológica en México. En: Álvarez-Sánchez, J. y Monroy, A. comp. Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración. Las prensas de ciencias. México. Pp. 1-15.
- Aziz, T., Sylvia, D.M. y Doren, R.R. 1995. Activity and Species Composition of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Following Soil Removal. *Ecological Applications*. 5(3):776-784.
- Bago, B., Pfeffer, P. y Shachar-Hill, Y. 2000. Carbon Metabolism and Transport in Arbuscular Mycorrhizas. *Plant Physiology*. 124:949-957.
- Bagyaraj, J. D. y Stürmer, S. L. 2012. Capítulo 7: Hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). En: Moreira, F., E. J. Huising y D. E. Bignell. Manual de biología de suelos tropicales. Muestreo y caracterización de la biodiversidad bajo suelo. Instituto Nacional de Ecología. México, 337 pp.
- Bajwa, R. Yaqoob, A. y Javaid, A. 2001. Seasonal Variation in VAM in Wetland Plants. *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 4(4):464-470.
- Bárcenas-Ortega, A., Varela-Fregoso, L., Stürmer, S. y Chávez-Bárcenas, A. 2011. Catálogo de hongos micorrizógenos arbusculares de huertos de aguacate de Michoacán, México. Proceedings VII World Avocado Congress 2011 (Actas VII Congreso Mundial del Aguacate 2011). Cairns, Australia. 5 – 9 September 2011.
- Blaszkowski, J. 2011. [Citado en junio de 2011]. Disponible en: <http://www.agro.ar.szczecin.pl/~jblaszkowski/Species%20descriptions%20of%20AMF.html>.
- Burrows, R. y Pflieger, F. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to increasing plant Diversity. *Canadian Journal of Botany*. 80:120–130.
- Carrera, E. y De la Fuente, G. 2003. Inventario y Clasificación de Humedales en México. Parte I. Ducks Unlimited de México, A.C. México. pp 239.
- Carrillo, L., Orellana, R. y Varela, L. 2002. Mycorrhizal Associations in Three Species of Palms of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Palms*. 46(1):39-46.

Carvalho, L., Correia, P., Caçador, I. y Martins-Loução. 2003. Effects of salinity and flooding on the infectivity of salt marsh arbuscular mycorrhizal fungi in *Aster tripolium* L. *Biology and Fertility of Soils*. 38:137–143.

Carvalho, L., Correia, P. y Martins-Loução, M. 2007. Arbuscular mycorrhizal fungal propagules in a salt marsh. *Mycorrhiza*. 14:165–170.

Chaudhuri, S. y Sengupta, A. 1990. Mycorrhizal relations of sucesional stages of mangrove vegetation at the Ganges river estuary in India. En: Jalali, B.L. y Chand, H. (Eds.). Current trends in mycorrhizal research. Haryan Agricultural University, Hisar. India. 7-9.

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.

Cornwell, W. K., Bedford, B. L. y Chapin, C. T. 2001. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in a phosphorus-poor wetland and mycorrhizal response to phosphorus fertilization. *American Journal of Botany*. 88(10):1824–1829.

Dalpe Y. y Aiken SG. 1998. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Festuca* species in the Canadian High Arctic. *Canadian Journal of Botany*. 76: 1930–1938.

Del Val, C., Barea, J.M. y Azcón-Aguilar, C. 1999. Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungus Populations in Heavy-Metal-Contaminated Soils. *Applied and Environmental Microbiology*. 65(2):718-723.

Douds Jr., D. y Millner, P. 1999. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 74:77–93.

D'Souza, J. y Felinov B. 2013a. Biodiversity of Arbuscular Mycorrhizal (AM) fungi in mangroves of Goa in West India. *Journal of Forestry Research*. 24(3):515–523.

D'Souza, J. y Felinov B. 2013b. Seasonal Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Mangroves of Goa, India. *International Journal of Biodiversity*. 2013:1-7.

Guadarrama, P., Sánchez-Gallén, J.; Álvarez-Sánchez y Ramos, J. 2004). Hongos y plantas: beneficios a diferentes escalas. *Revista Ciencias*. Facultad de Ciencias, UNAM. 73:39-45.

Echeverría, R. I. 2006. Asociación micorrízica arbuscular de las plantas arbóreas terrestres de un petén en Celestún, Yucatán, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, México. 55pp.

Espinosa-Victoria, D. 2000. Diálogo molecular: Hongo micorrízico Arbuscular-raíz. En: Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (eds). *Ecología, fisiología y biotecnología de la Micorriza Arbuscular*. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Mundi Prensa. México. 251 p.

Giovannetti, M., Avio, L., Fortuna, P., Pellegrino, E., Sbrana, C. y Strani, P. 2006. Review, At the Root of the Wood Wide Web, Self Recognition and Non-Self Incompatibility in Mycorrhizal Networks. *Plant Signaling and Behavior*. 1(1):1-5.

Giovannetti, M., Avio, L. y Sbrana, C. 2010. En: Koltai, H. y Kapulnik, Y. (eds.). 2010. Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function. Segunda edición. Springer Science+Business Media B.V. 323 pp.

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

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

Hedlund, K., Santa Regina, I., Van der Putten, W., Leps, J., Díaz, T., Korthals, G., Lavorel, S., Brown, V., Gormsen, D., Mortimer, S., Rodríguez, C., Roy, J., Smilauer, P., Smilauerová, M. y Van Dijk, C. 2003. Plant species diversity, plant biomass and responses of the soil community on abandoned land across Europe: idiosyncrasy or above-belowground time lags. *OIKOS* 103: 45–58, 2003.

Hernández-Cuevas, L. y García, R. 2008. Propagación por esporas: el caso de las micorrizas arbusculares. En: Álvarez-Sánchez, J. y Monroy, A. (eds.). Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración. Las prensas de ciencias. México. Pp. 29-42.

Hernández-Cuevas, L., Guadarrama-Chávez, P., Sánchez-Gallen, I. y Ramos-Zapata, J. 2008. Micorriza arbuscular, colonización intrarradical y extracción de esporas del suelo. En: Álvarez-Sánchez, J. y Monroy, A. (eds.). Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración. Las prensas de ciencias. México. Pp. 1-15.

Hoefnagels, M., Broome, S. y Shafer, S. 1993. Vesicular-arbuscular Mycorrhizae in Salt Marshes in North Carolina. *Estuaries*. 16(4):851-858.

International Culture Collection of Arbuscular and Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM). Sin año. [Citado en septiembre de 2010]. Disponible en: <http://www.invam.caf.wvu.edu>.

Khan, A. 2004. Chapter 7 Mycotrophy and Its Significance in Wetland Ecology and Wetland Management A.G. En: Wong, M. (ed.). 2004. Developments in Ecosystems, volume 1. Elsevier B.V.

Kim, C.K. y Weber, D.J. 1985. Distribution of VA mycorrhiza on halophytes on inland Salt plays. *Plant and Soil*. 83:207-214.

Klironomos, J. N., Hart, M. M., Gurney, J. E. y Moutoglis, P. 2001. Interspecific differences in the tolerance of arbuscular mycorrhizal fungi to freezing and drying. *Canadian Journal Botany*. 79: 1161–1166.

- Koide R. T. 2000. Functional complementarity in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*. 147:233–235.
- Kumar, T y Ghose, M. 2008. Status of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in the Sundarbans of India in relation to tidal inundation and chemical properties of soil. *Wetlands Ecology and Management*. 16:471-483.
- Krishna, K. R. 2005. Mycorrhizas A molecular análisis. Science Publishers, Inc. India. 316 pp.
- Lingan, V., Tholkappian, P. y Sundaram, M. 1999. VA-mycorrhizal fungi occurring in the mangrove vegetation of Pichavaram forest. *Mycorrhiza News*. 11(2):6-7.
- Leake, J., Johnson, D., Donnelly, D., Muckle, G., Boddy, L. y Read, D. 2004. Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany*. 82:1016-1045.
- Lugo, M. y Cabello, M. 2002. Native arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) from mountain grassland (Córdoba, Argentina) I. Seasonal variation of fungal spore Diversity. *Mycologia*. 94(4):579–586.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing. United States of America pp. 256.
- Mahmood, T. e Iqbal, S. H. 1982. Influence of soil moisture contents on VA mycorrhizal and Pathogenic infection by *Rhizoctonia solani* in *Brassica napus*. *Pakistan Journal of Agricultural Research*. 3(I):45-49.
- McGonigle, T. y Fitter, A. 1990. Ecological specificity of vesicular-arbuscular mycorrhizal associations. *Mycological Research*. 94(1):120-122.
- Méndez, H., Marmolejo, J., Olalde, V., Cantú, C. y Varela, L. 2012. Nuevos registros de hongos micorrizógenos arbusculares para México. *Revista Mexicana de Micología*. 36:49-56
- Miller, S. 2000. Arbuscular mycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *New Phytologist*. 145:145-155
- Mohankumar, V. y Mahadevan, A. 1986. Survey of vesicular-arbuscular mycorrhizae in mangrove vegetation. *Current Science*. 55(18):396.
- Montaño, N, Camargo-Ricalde, S, García-Sánchez, R y Monrroy, A. (eds.). 2007. Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos (Arbuscular mycorrhizae in arid and semiarid ecosystems). Instituto nacional de ecología- SEMARNAT, Mundi-Prensa SA de CV, UAMIZtapalapa, FES Zaragoza, UNAM. Distrito Federal, México. 460 p.

- Montaño, N., Alarcón, A., Camargo-Ricalde, S. Hernández-Cuevas, L., Álvarez-Sánchez, J., González-Chávez, M., E. Gavito, M., Sánchez-Gallen, I., Ramos-Zapata, J., Guadarrama, P., Maldonado-Mendoza, I., Castillo-Argüero, S., García-Sánchez, R., Trejo, D. y Ferrera-Cerrato, R. 2012. Research on arbuscular mycorrhizae in Mexico: an historical synthesis and future prospects. *Symbiosis*. 57:111–126.
- Mukerji, K y Chamola, B. 1999. Mycorrhizal Biology. Kluwer Academic/Plenum Publishers. Estados Unidos de América.
- Muthukumar, T. y Udaiyan, K. 2002. Seasonality of vesicular-arbuscular mycorrhizae in sedges in a semi-arid tropical grassland. *Acta Oecologica*. 23:337–347.
- Muthukumar, T., Udaiyan, K. y Shanmughavel, P. 2004. Mycorrhiza in sedges - an overview. *Mycorrhiza*. 14:65–77.
- Pawlowska, T. E., Chaney, R. I., Chin, M. y Charvat, I. 2000. Effects of Metal Phytoextraction Practices on the Indigenous Community of Arbuscular Mycorrhizal Fungi at a Metal-Contaminated Landfill. *Applied and Environmental Microbiology*. 66(6):2526-2530.
- Pawlowska, T. E., Blaszkowki, J. y Rühling, A. 1996. The mycorrhizal status of plants colonizing a calamine spoil Mound in southern Poland. *Mycorrhiza*. 6:499-505.
- Peterson, R. Massicotte, H. y Melville, L. 2004. MYCORRHIZAS Anatomy and Cell Biology. NRC Research Press. Canadá. 173 p.
- Ramírez-Viga, T. 2011. Evaluación de la asociación micorrízica arbuscular en el mangle Botoncillo *Conocarpus erectus* L. (Combretaceae) en la reserva de la Biósfera Ría Lagartos, Yucatán. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán. Yucatán, México.
- Ramos-Zapata, J., Guadarrama, P. y Navarro, J. 2008. Estimación del Número de propágulos infectivos de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). En: Álvarez-Sánchez, J. y Monroy, A. comp. Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración. Las prensas de ciencias. México. Pp 17-27.
- Ramos-Zapata, J. Marrufo, D. Guadarrama, P. y Carrillo, L. 2010. Hongos micorrízicoarbusculares. En: Durán, R. Y Méndez, M. (Eds). Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. 496p.
- Ramos-Zapata, J.; Zapata-Trujillo, R.; Ortiz-Días, J. Y Guadarrama, P. (2011). Arbuscular mycorrhizas in a tropical coastal dune system in Yucatan, Mexico. *Fungal ecology*. 4:256-261.
- Read, D. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*. 47(4):376-391.
- Requena, N., Pérez-Solís, E. y Azcón-Aguilar, C. 2001. Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. *Applied and Environmental Microbiology*. 67(2):495-498.

Reynoso, B. y Santana, B. 2008. Manejo y conservación de la pesquería y biodiversidad arrecifal de la provincia montecristi, República Dominicana. Informe técnico de flora y vegetación de la zona costera de Montecristi. Ministerio De Medio Ambiente Y Recursos Naturales. Viceministerio de Recursos Costeros y Marinos. República Dominicana. 27pp.

Schenck, N. y Pérez, Y. 1988. Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi. University of Florida, Gainesville, Florida. 240 p.

Schüßler, A., Schwarzott, D. y Walker, C. 2001. A new fungal Phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological research*. 105(12):1413-1421.

Schüßler, A. 2013. *Glomeromycota* PHYLOGENY □Phylogeny and taxonomy of *Glomeromycota* ('arbuscular mycorrhizal (AM) and related fungi'). [Citado el 16 de enero de 2014]. Disponible en: <http://schuessler.userweb.mwn.de/amphylo/>.

Sengupta, A. y Chaudhuri, S. 2002. Arbuscular mycorrhizal relations of mangrove plant community at the Ganges river estuary in India. *Mycorrhiza*, 12: 169–174.

Sharma, A. K. y Johri, B. N. 2002. Arbuscular Mycorrhizae Interactions in Plants, Rhizosphere and Soils. Science Publishers, Inc. India. 311 p.

Simon, L., Bousquet, J., Levesque, R. C. y Lalonde, M. 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature*. 363:67-69.

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

Smith, S. E. y Read, D. J. 2008. Mycorrhizal Symbiosis. Tercera edición. Elsevier Ltd. Estados Unidos de América. 804 pp.

Sosa- Rodríguez, T., Sánchez-Nieves, J. y Melgarejo, L. 2009. Papel funcional de los hongos en ecosistemas de manglar. *Boletín de investigaciones marinas y costeras*. 38(1):39-57.

Treseder, K. 2004. A Meta-Analysis of Mycorrhizal Responses to Nitrogen, Phosphorus, and Atmospheric CO₂ in Field Studies. *New Phytologist*. 164(2):347-355.

Vallino, M., Fiorilli, V. y Bonafante, P. 2013. Rice flooding negatively impacts root branching and arbuscular mycorrhizal colonization, but not fungal viability. *Plant, Cell and Environment*. 37(3):557-572.

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

Varela, L. y Trejo, D. 2001. Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. *Acta Zoologica Mexicana* (n.s.). Número especial 1:39-5.

Wang, Y., Qiu, Q., Yang, Z., Hu, Z., Fung-Yee, N y Xin, G. 2010. Arbuscular mycorrhizal fungi in two mangroves in South China. *Plant Soil*. 331:181-191.

Wang, Y., Huang, Y., Qiu, Q., Xin, G., Yang, Z. y Shi, S. 2011. Flooding Greatly Affects the Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Communities in the Roots of Wetland Plants. *PLoS ONE*. 6(9):e24512. doi:10.1371/journal.pone.0024512.

Wright, S. y Upadhyaya, A. 1998. A survey soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*. 198:97-107.

Zhang, Q., Sun, O., Koide, R., Peng, Z., Zhou, J., Gu, X., Gao, W. y Yu, M. 2014. Arbuscular Mycorrhizal Fungal Mediation of Plant-Plant Interactions in a Marshland Plant Community. *The Scientific World Journal*. 2014:1-10.

CAPÍTULO 3. INTEGRACIÓN DE LAS VARIABLES EDÁFICAS Y LOS HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES EN COMUNIDADES DE *Conocarpus erectus* Y *Avicennia germinans* EN LA LAGUNA COSTERA “LA CARBONERA, YUCATÁN, MÉXICO”

III.1. ANTECEDENTES

En los sistemas naturales, los patrones que observamos son típicamente controlados por procesos ecológicos interactuantes, los cuales varían en tiempo y en espacio (la distribución, abundancia o comportamiento de un organismo, por ejemplo, son afectados simultáneamente por numerosos factores bióticos y abióticos); además, existe a menudo sinergismo y retroalimentación entre los procesos bióticos y abióticos y los patrones que generan (McGarigal 2000). La comprensión de los sistemas naturales requiere de la capacidad de examinar influencias y respuestas simultáneas.

Los estudios publicados acerca de la micorrízica arbuscular en ecosistemas de manglar se han enfocado en el efecto de la inundación y la salinidad sobre la asociación (Hoefnagels et al. 1993; Miller 2000; Sengupta y Chaudhuri 2002; Carvalho et al. 2003; Kumar y Ghose 2008; Wang et al. 2010; Wang et al. 2011; D'Souza y Felinov 2013a y b; Vallino 2013), pero ninguno de ellos ha explorado la relación que estas variables tienen con el resto de los factores edáficos y cómo esta red de interacciones afecta positiva o negativamente a los HMA. Por medio del modelaje de ecuaciones estructurales, en este trabajo se evaluó de manera integral la influencia de las variables edáficas, involucradas en la presencia de *A. germinans* y *C. erectus* en la laguna costera "La Carbonera" (capítulo 1), sobre la colonización micorrízica arbuscular, la densidad de esporas potencialmente viables y la riqueza de especies de hongos micorrizógenos arbusculares (capítulo 2) en la rizósfera de estos mangles.

La salinidad intersticial, el potencial redox del suelo, las concentraciones de sulfuro en el agua intersticial, la textura y disponibilidad de nutrimentos en el suelo pueden ser muy variables dependiendo de la ubicación del manglar estudiado, ya que el grado de influencia de la marea, la existencia de escurrimientos superficiales, la temperatura y el origen del sustrato desencadenan cambios en tales factores (Feller et al. 2003; Rzedowski 2006). Dado lo anterior, en ecosistemas de manglar diferentes, la influencia de las variables edáficas sobre los mangles y sobre los HMA podría ser distinta, por lo que es importante evaluar estas relaciones de manera particular en cada sistema.

Los factores edáficos y las relaciones complejas entre ellos ejercen un efecto significativo en la formación y función de los HMA en los ecosistemas naturales (Abbott y Robson 1991; Entry et al. 2002; de Oliveira y de Oliveira 2005; Ghorbani et al. 2012). Se ha encontrado que la suma de factores (acciones combinadas), en algunos casos, modifica las respuestas de la micorrización en comparación con las producidas por tales factores analizados de manera aislada (Cornwell et al. 2001; Carrenho et al. 2007). Adicionalmente, la identidad del hospedero y su interacción con la disponibilidad de nutrimentos influyen de manera diferencial a las comunidades de HMA a través de una esporulación, crecimiento y supervivencia diferenciales de los taxos de HMA (Egerton-Warburton et al. 2007).

En términos generales, la distribución y la riqueza de especies de HMA pueden ser influenciadas por la estacionalidad, la identidad del hospedero, la riqueza de especies vegetales, factores edáficos como disponibilidad de nitrógeno, fósforo y de agua intersticial (que diluye en cierto grado la concentración de NaCl en sitios salinos o promueve condiciones de anoxia en sitios inundables) (Abbott y Robson 1991; Landis

et al. 2004; Kumar y Ghose 2008; Smith y Read 2008; D'Souza y Felinov 2013a; D'Souza y Felinov 2013b).

La colonización micorrízica arbuscular depende directa o indirectamente de una serie de factores bióticos y abióticos. El efecto directo de tales variables puede referirse al impedimento o facilitación de la penetración radical por parte de la hifa o proliferación de la asociación; y el efecto indirecto puede referirse al que tales factores ejercen sobre la germinación de las esporas o la elongación de las hifas, que por tanto influenciará la probabilidad de que las hifas encuentren a la raíz y la colonicen (McMillen et al. 1998).

Los factores que influyen la colonización micorrízica arbuscular en las plantas son la textura del suelo (Carrenho et al. 2007), el contenido de humedad y disponibilidad de oxígeno (Juniper y Abbott 1993; Mahmood e Iqbal 1982; Miller 2000; Cornwell et al. 2001; Pawlowska y Charvat 2002; Wirsal 2004; Kumar y Ghose 2008), la salinidad (Kim y Weber 1985; Juniper y Abbott 1993; Sengupta y Chaudhuri 2002; Juniper y Abbott 2006), el pH (Pawlowska y Charvat 2002; Krishna 2005) y los nutrientes (Cornwell et al. 2001; Lovelock y Miller 2002; Wang et al. 2010; D'Souza y Felinov 2013a) tales como el nitrógeno (Muthukumar y Udaiyan 2000; Carrenho et al. 2007), el fósforo (Gerschevske 1988; Cornwell et al. 2001; Zubeck et al. 2013) y el potasio (Furlan y Bernier 1989; Ouimet et al. 1996), así como de la identidad taxonómica (Carrenho et al. 2007), fisiología, tasa de crecimiento y el recambio de raíces de la planta (Lugo et al. 2003).

La producción de esporas de los HMA varía en gran medida según el tipo de ecosistema y es afectada por numerosos factores ambientales y biológicos (D'Souza y Felinov 2013a). Entre los principales factores que contribuyen a la variación en la densidad de esporas encontramos a las variables edáficas (e.g. textura, nutrientes tales como el nitrógeno, pH, contenido de humedad; Azis et al. 1996; Landis et al. 2004; Krishna 2005; Ramos-Zapata et al. 2008; Peterson et al. 2004; D'Souza y Felinov 2013b), la perturbación del ecosistema, la edad de la planta hospedera, fenología (formación de nuevas esporas en asociación con el crecimiento de las raíces; Ghorbani et al. 2012), el estatus de carbono (Krishna 2005), estructura de la comunidad vegetal y dormancia (Aziz et al. 1995; D'Souza y Felinov 2013b). Existen interacciones complejas entre factores edáficos con la colonización micorrízica y el número de esporas (Ruiz-Lozano y Azcón 1996; Ghorbani et al. 2012) y esta última se ha encontrado correlacionada con la riqueza de especies de HMA (D'Souza y Felinov 2013b).

El porcentaje de colonización y la densidad de esporas representan indirectamente partes del ciclo de vida de los HMA, por lo que cualquier variable que afecte positiva o negativamente alguna de ellas podría potencialmente afectar a la otra (germinación de esporas » establecimiento de la colonización » producción de micelio intra y extrarradical » producción de esporas » germinación de esporas; Bago et al. 1999; Espinosa-Victoria 2000). Por otro lado, los HMA se hallan bajo la influencia de los diversos factores abióticos en el suelo (Sharma y Johri 2002) y su preferencia y tolerancia a las condiciones del medio varían dependiendo de la especie (Krishna 2005; Egerton-Warburton et al. 2007; D'Souza y Felinov 2013a). Esto se ve reflejado en la riqueza de especies, e.g. en sitios con condiciones muy limitantes para los glomerales, el número de especies capaces de sortear tales condiciones será menor que en sitios donde las condiciones son más favorables. Al explorar el efecto potencial de las variables edáficas en los ecosistemas de manglar sobre la asociación micorrízica arbuscular en el presente estudio, se tomó en cuenta el efecto que el desarrollo favorable o desfavorable de alguna de las etapas de la asociación pudiera tener sobre las demás (ver sección III.4.2).

III.2. OBJETIVO

Determinar las variables edáficas que influyen el porcentaje de colonización micorrizica arbuscular, la densidad de esporas potencialmente viables y la riqueza de especies de hongos micorrizógenos arbusculares presentes en la rizósfera de *A. germinans* y *C. erectus* de la laguna costera “La Carbonera”.

III.3. HIPÓTESIS

La variación del porcentaje de colonización, la densidad de esporas y la riqueza de especies de HMA se encontrará determinada por las variables edáficas examinadas. Dado que los HMA muestran respuesta en distintas etapas de su ciclo de vida ante una serie de factores edáficos (textura, nutrientes, inundación, salinidad, pH, etc.), la colonización, la densidad de esporas y la riqueza de especies de HMA se hallarán influenciados directa e indirectamente, no sólo por el contenido de humedad y salinidad del suelo, si no también por otros factores edáficos examinados. Puesto que el ambiente edáfico de las tres unidades estudiadas es distinto, la red de variables con influencia sobre la micorriza será diferente.

III.4. MATERIALES Y MÉTODOS

III.4.1. Análisis de correspondencia canónica

El análisis de correspondencia canónica es un método que constriñe la ordenación de una matriz a través de una regresión lineal múltiple sobre las variables de una segunda matriz (McCune y Grace 2002). Se llevaron a cabo análisis de correspondencia canónica para cada una de las unidades de colecta, con las variables edáficas evaluadas en las tres unidades de muestreo de manglares de “La Carbonera” (capítulo 1) y con las variables fúngicas de porcentaje de colonización, densidad de esporas potencialmente viables y la riqueza de especies de HMA (capítulo 2). Esto se llevó a cabo con el propósito de evaluar qué variables edáficas explicaban la mayor parte de la variación de las variables fúngicas y para distinguir si los datos se agrupaban de acuerdo a la temporada de muestreo. Estos análisis se llevaron a cabo en el paquete estadístico PC-ORD versión 5.10 (1991-2006).

III.4.2. Modelo de ecuaciones estructurales

El modelaje de ecuaciones estructurales SEM (por sus siglas en inglés: Structural Equation Modeling) se define como el uso de una o más ecuaciones estructurales para modelar relaciones multivariadas (aquellas que involucran influencias y respuestas simultáneas). Una ecuación estructural representa relaciones acerca de las cuales existe evidencia teórica y experimental en la literatura científica para sostener una interpretación de causa-efecto y que permite modelar relaciones multivariadas. Los principios del SEM son capaces de conducir al desarrollo y la evaluación de teorías de tipo preponderante para la conservación de los sistemas naturales (Grace 2006).

Con la finalidad de evaluar de manera integral la influencia de las variables edáficas sobre la colonización micorrízica arbuscular, la densidad de esporas potencialmente viables y la riqueza de especies de HMA (variables fúngicas), se elaboraron modelos de ecuaciones estructurales para cada unidad de muestreo (de acuerdo a los resultados de los análisis de correspondencia canónica de cada unidad). Esto se llevó a cabo en el programa Amos versión 16.0.0 (1983-2007).

Dado el poco conocimiento existente acerca de la dinámica de los HMA en los ecosistemas de manglar (Bohrer et al. 2004) las relaciones medio abiótico-HMA establecidas en los modelos *a priori* del presente estudio, fueron basadas en la información hallada de ecosistemas de manglar y humedales o de tendencias generales de efectos del medio edáfico sobre los HMA. Debido a la correlación existente entre las distintas etapas de la asociación micorrízica (Ghorbani et al. 2012; D’Souza y Felinov 2013b), en los modelos *a priori* (habiendo revisado de acuerdo con la literatura este potencial efecto para cada variable) se establecieron vías de cada una de las variables edáficas presentadas hacia todas las variables fúngicas. Esto representó una primera aproximación a las relaciones suelo-HMA en los ecosistemas de manglar.

Para la elaboración de los modelos de ecuaciones estructurales se llevó a cabo el siguiente procedimiento:

1. Exploración estadística de los datos (análisis reportados en los capítulos 1 y 2 y análisis de correspondencia canónica reportado en la sección III.4.1).
2. Elaboración de modelos conceptuales iniciales (modelos *a priori*) del efecto de las variables abióticas del suelo sobre las variables fúngicas (porcentaje de colonización, densidad de esporas potencialmente viables y riqueza de especies de HMA), con base al marco teórico existente y al análisis de datos de los sistemas estudiados. Se elaboraron tres modelos, uno por cada unidad de estudio (isla de *A. germinans*, *A. germinans* tierra adentro y *C. erectus* tierra adentro; Figura 2).
3. Evaluación de los modelos generados. De este proceso de análisis se obtuvieron estimadores de la fuerza de todas las relaciones hipotetizadas (coeficientes estructurales) y valores de los índices de ajuste.
4. Revisión de ajuste de los modelos iniciales. Los modelos que no cumplieron con los valores requeridos por los índices de bondad de ajuste (especificados en la sección III.4.2.1) fueron modificados para obtener un modelo alternativo con ajuste a los datos.
5. Ajuste de los modelos iniciales que lo requirieran. Basados en los resultados de la evaluación del ajuste del modelo (revisando los índices de bondad de ajuste; el valor de las regresiones y correlaciones de cada vía; y los índices de modificación, que son cambios únicos en el modelo proveídos por algoritmos y que pueden resultar en un mejor ajuste), se decidió cuáles variables eran más informativas y se mantuvieron, excluyendo las medidas menos predictivas de las variables de respuesta (vías con valores menores a 0.1 y que no fueran estadísticamente significativas). Todas las modificaciones realizadas a los modelos iniciales se realizaron con sustento biológico.
6. Comparación de modelos alternativos (de acuerdo a los índices de bondad de ajuste; especificados en la sección III.4.2.1). Los cambios fueron considerados uno a la vez hasta que un ajuste global del modelo satisfactorio fuera obtenido, obteniendo de este modo los modelo ajustados a los datos, que se presentan en la sección III.5.

III.4.2.1. Índices de bondad de ajuste utilizados en la comparación de modelos alternativos

Para confirmar que los datos observados respaldan el modelo teórico puesto a prueba en los modelos iniciales, fueron utilizados indicadores de bondad de ajuste de acuerdo con Sánchez (2011), que comparan la estructura de las covarianzas que están implicadas en el modelo con la estructura real de covarianzas de los datos. Para ello se utilizó la máxima verosimilitud con bondad de ajuste por χ^2 (La Peyre et al. 2001; Rillig et al. 2002; Chaudhary et al. 2009; Sikes et al. 2010; Yang et al. 2012), que debe tener asociada una $P \geq 0.05$ para poder considerar un ajuste significativo (útil para estudios con menos de 200 datos) y la raíz cuadrada del cuadrado medio del error de aproximación (RMSEA, por sus siglas en inglés, root-mean-square error of approximation) cuyo valor debe ser menor a 0.05 para poder considerar el ajuste significativo (La Peyre et al. 2001; Chaudhary et al. 2009; Yang et al. 2012).

Además, dado que la χ^2 es sensible al tamaño de muestra, se consideraron indicadores de ajuste comparativo (que controlan el efecto del número total de muestras sobre la significancia de la χ^2), que también contrastan el modelo *a priori* con el modelo de independencia (modelo nulo), el cual por definición tiene el peor ajuste, como el índice de Bentler-Bonett de ajuste normado (NFI, por sus siglas en inglés; La Peyre et

al. 2001) que se interpreta como un porcentaje de incremento en la bondad de ajuste sobre el modelo nulo; esto implica que un valor de 0.90 señala que el modelo hipotético se ajusta 90% mejor que el nulo, valores de esas magnitudes corresponden a un alto grado de ajuste para el modelo estructural (La Peyre et al. 2001); el índice comparativo de ajuste de incremento de Bollen (IFI, por sus siglas en inglés; con el que aquellos valores iguales a, o por arriba de 0.90 son indicativos de un ajuste razonable), reintroduce un factor de escala para que los valores se mantengan en el intervalo de 0 a 1, al igual que el índice comparativo de ajuste de Bentler (CFI, por sus siglas en inglés; Sikes et al. 2010), con el cual aquellos valores en el rango de 0.95-0.97 indican un ajuste adecuado y los valores >0.97 indican un buen ajuste (Sikes et al. 2010). Los valores comparativamente más altos que otros entre los modelos indican mejor ajuste (Hu y Bentler 1995).

Cuadro III.5.1. Eigenvalores y porcentaje de variación explicado por el análisis de correspondencia canónica de la unidad “isla de *A. germinans*”, con las correlaciones de Pearson entre las variables ambientales y los tres ejes canónicos.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalores	0.465	0.028	0.000
% de varianza explicada	72.2	4.3	0.1
% de varianza explicada acumulada	72.2	76.5	76.6
Correlación de Pearson HMA-ambiente	0.868	0.656	0.121
Correlación de Kendall (rango) HMA-ambiente	0.509	0.332	0.105
Correlaciones intragrupos entre variables ambientales y sitios:			
Humedad	0.19	-0.27	0.08
pH	0.14	0.17	0.16
Potencial redox	0.30	0.38	0.35
Conductividad eléctrica	0.09	0.26	0.15
Salinidad	0.09	0.26	0.15
Densidad real de las partículas	-0.05	-0.33	-0.13
Potasio disponible	-0.30	-0.38	-0.35
Fósforo disponible	-0.27	0.02	-0.22
Amonio	-0.37	-0.23	-0.36
Nitrato	-0.22	0.03	-0.17
Nitrógeno total	-0.26	-0.25	-0.28
Contenido de materia orgánica	0.08	0.01	0.07
Contenido de arena	-0.51	-0.05	-0.42
Contenido de limo	0.51	0.11	0.44

El análisis de correspondencia canónica para la unidad “*A. germinans* tierra adentro” mostró un 66.5% de varianza explicada por los dos primeros ejes (cuadro III.5.2). Las variables edáficas que explicaron la mayor parte de la variación de las variables fúngicas fueron el contenido de arena, el contenido de limo, K, NH_4^+ y el potencial redox del suelo (fig. III.5.2).

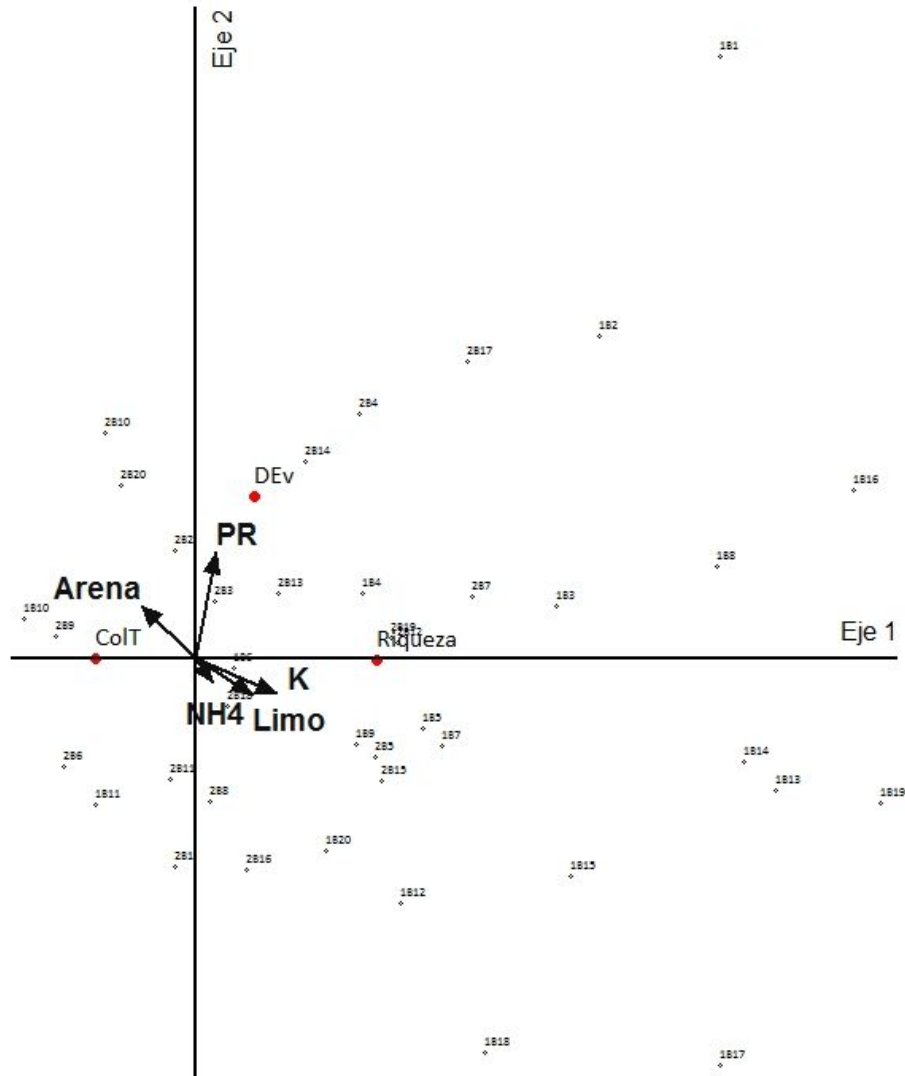


Figura III.5.2. Diagrama de ordenación obtenido del análisis de correspondencia canónica de las variables fúngicas en la unidad “*A. germinans* tierra adentro”, con respecto a las variables edáficas. DEv =Densidad de esporas potencialmente viables; ColT = % de colonización; Riqueza = Riqueza de especies de HMA (marcados con puntos rojos). Variables edáficas que explican en mayor grado la variación de las variables fúngicas, representadas con flechas. Arena = contenido de arena; Limo = contenido de limo; PR = potencial redox; $\text{NH}_4 = \text{NH}_4^+$. En el diagrama se ordenan los puntos de colecta de esta unidad, representados con la siguiente clave: 1 = colecta de lluvias, 2 = colecta de sequía; B = *A. germinans* de unidad tierra adentro; 1-20 = individuo colectado, del 1 al 20.

Cuadro III.5.2. Eigenvalores y porcentaje de variación explicado por el análisis de correspondencia canónica de la unidad “*A. germinans* tierra adentro”, con las correlaciones de Pearson entre las variables ambientales y los tres ejes canónicos.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalores	0.427	0.002	0.000
% de varianza explicada	66.1	0.4	0.0
% de varianza explicada acumulada	66.1	66.5	66.5
Correlación de Pearson HMA-ambiente	0.819	0.630	0.106
Correlación de Kendall (rango) HMA-ambiente	0.367	0.168	0.165
Correlaciones intragrupos entre variables ambientales y sitios:			
Humedad	0.39	-0.28	0.40
pH	-0.13	0.19	-0.13
Potencial redox	0.15	0.37	0.15
Conductividad eléctrica	0.24	-0.08	0.24
Salinidad	0.24	-0.08	0.24
Densidad real de las partículas	0.18	0.08	0.18
Potasio disponible	0.56	-0.36	0.56
Fósforo disponible	-0.27	0.149	-0.27
Amonio	0.12	-0.14	0.12
Nitrato	-0.27	0.18	-0.27
Nitrógeno total	-0.23	0.16	-0.23
Contenido de materia orgánica	-0.06	-0.06	-0.06
Contenido de arena	-0.38	0.37	-0.38
Contenido de limo	0.40	-0.32	0.40

El análisis de correspondencia canónica para la unidad “*C. erectus* tierra adentro” mostró un 20.8% de varianza explicada por los dos primeros ejes (cuadro III.5.3). Las variables edáficas que explicaron la mayor parte de la variación de las variables fúngicas fueron el contenido de arena, el contenido de limo, K, NH_4^+ y el potencial redox del suelo (fig. III.5.3).

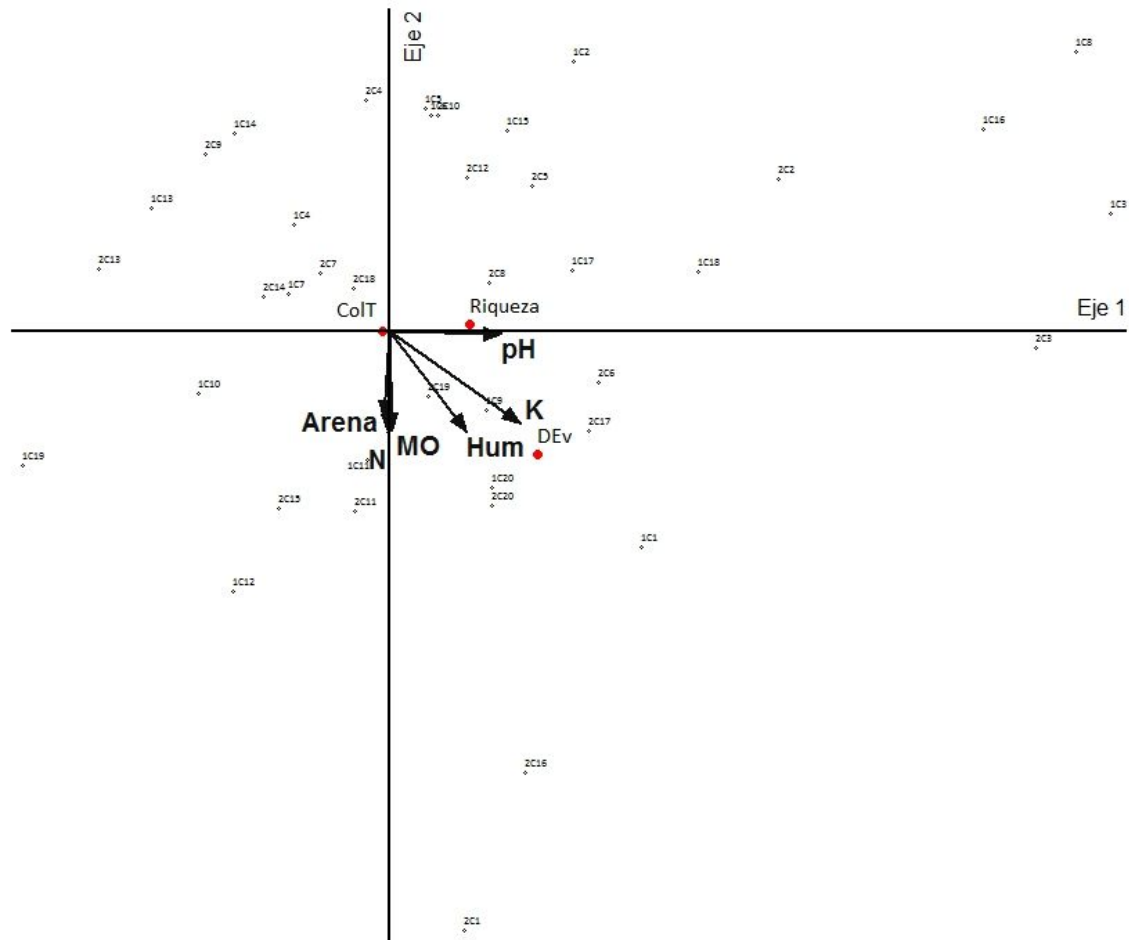


Figura III.5.3. Diagrama de ordenación obtenido del análisis de correspondencia canónica de las variables fúngicas en la unidad “*C. erectus* tierra adentro”.

DEv =Densidad de esporas potencialmente viables; ColT = % de colonización; Riqueza = Riqueza de especies de HMA (marcados con puntos rojos). Variables edáficas que explican en mayor grado la variación de las variables fúngicas, representadas con flechas. Hum = contenido de humedad; Arena = contenido de arena; MO = contenido de materia orgánica. En el diagrama se ordenan los puntos de colecta de esta unidad, representados con la siguiente clave: 1 = colecta de lluvias, 2 = colecta de sequía; C = *C. erectus* de tierra adentro; 1-20 = individuo colectado, del 1 al 20.

Cuadro III.5.3. Eigenvalores y porcentaje de variación explicado por el análisis de correspondencia canónica de la unidad “*C. erectus* tierra adentro”, con las correlaciones de Pearson entre las variables ambientales y los tres ejes canónicos.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalores	0.017	0.001	0.000
% de varianza explicada	19.9	0.9	0.4
% de varianza explicada acumulada	19.9	20.8	21.2
Correlación de Pearson HMA-ambiente	0.449	0.326	0.170
Correlación de Kendall (rango) HMA-ambiente	0.436	0.392	0.238
Correlaciones intragrupos entre variables ambientales y sitios:			
Humedad	0.18	-0.10	0.18
pH	0.27	0.12	0.27
Potencial redox	-0.09	-0.03	-0.09
Conductividad eléctrica	0.12	-0.09	0.12
Salinidad	0.12	-0.09	0.12
Densidad real de las partículas	0.03	0.03	0.03
Potasio disponible	0.31	-0.02	0.32
Fósforo disponible	-0.02	0.08	-0.02
Amonio	-0.02	0.05	-0.02
Nitrato	0.06	0.07	0.06
Nitrógeno total	-0.01	-0.17	-0.01
Contenido de materia orgánica	0.01	-0.16	0.01
Contenido de arena	-0.02	-0.12	-0.02
Contenido de limo	0.05	0.08	0.05

III.5.2. Modelos de ecuaciones estructurales

El único modelo inicial (modelo *a priori*) que cumplió con los valores de significancia de todos los índices de bondad de ajuste, fue el modelo de la unidad “isla de *A. germinans*” (cuadro III.5.1). Los modelos de las otras dos unidades fueron ajustados, siempre teniendo en cuenta que las modificaciones tuvieran sustento biológico (si en los índices de modificación se sugiere establecer una relación que no posee sustento biológico, e.g. “influencia del potencial redox sobre el contenido de humedad”, la relación no se establece en los modelos). Los modelos ajustados a los datos cumplen con los valores de significancia de los índices de bondad de ajuste (cuadro III.5.1). En los modelos generados se cuenta con variables exógenas (variables independientes) y con variables endógenas (variables dependientes); estas últimas reciben influencia de las exógenas (y de otras endógenas) y puede tratarse de variables edáficas o de las variables fúngicas.

Cuadro III.5.4. Cuadro comparativo de los índices de bondad de ajuste para los modelos iniciales y los alternativos para cada una de las unidades de muestreo.

Modelo	R ² Riqueza	R ² ColT	R ² DE	χ ²	g.l.	p	RMSEA	NFI	IFI	CFI
						>0.05	<0.05	>0.90	>0.90	>0.90
Isla de <i>A. germinans</i> inicial	0.468	0.109	0.173	0.106	2	0.948	0	0.999	1.015	1.000
<i>A. germinans</i> tierra adentro inicial	0.532	0.360	0.220	61.385	8	0.000	0.414	0.639	0.671	0.625
<i>A. germinans</i> tierra adentro ajustado	0.294	0.152	0.120	1.730	2	0.421	0.000	0.979	1.003	1
<i>C. erectus</i> tierra adentro inicial	0.110	0.372	0.524	9.977	7	0.190	0.104	0.906	0.970	0.957
<i>C. erectus</i> tierra adentro ajustado	0.053	0.360	0.485	7.531	7	0.376	0.044	0.916	0.994	0.991

R² = Porcentaje de variación de cada factor endógeno de HMA explicado por el modelo. Riqueza = Riqueza de especies de HMA; ColT = porcentaje de colonización micorrízica arbuscular total; DE = Densidad de esporas potencialmente viables.

III.5.2.1 Modelo de ecuaciones estructurales para la unidad de muestreo isla de *A. germinans*

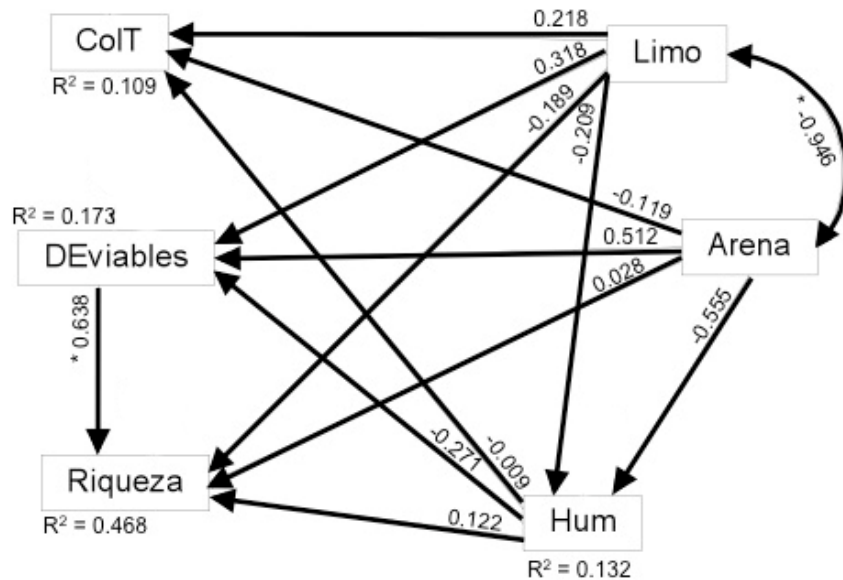


Figura III.5.4. Modelo de la unidad de muestreo “isla de *A. germinans*”.

Los cuadrados representan a las variables (endógenas y exógenas), las flechas unidireccionales representan regresiones lineales de una a otra variable, las flechas bidireccionales representan correlaciones entre las variables. Sobre cada flecha se señala el valor de tales regresiones y correlaciones (coeficientes estructurales). R^2 = porcentaje de variación de cada factor endógeno explicado por el modelo. Hum = Contenido de humedad del suelo, Arena = contenido de arena, Limo = contenido de limo, ColT = porcentaje de colonización micorrízica total, DEviables = Densidad de esporas potencialmente viables, Riqueza = Riqueza de especies de HMA. * = vía estadísticamente significativa.

De acuerdo a los modelo de ecuaciones estructurales presentados en la figura III.5.4, en el cuadro III.5.5 se presentan los coeficientes estructurales estandarizados directos (efecto directo de una variable sobre otra), indirectos (efecto de una variable sobre una variable endógena a través de una o más variables endógenas) y de efectos totales (la suma de todas las vías, directas e indirectas) para las relaciones causales del modelo alternativo de la unidad isla de *A. germinans*. De acuerdo a la nomenclatura utilizada en el modelaje de ecuaciones estructurales, las variables explicativas son denominadas variables exógenas y las variables de respuesta son denominadas variables endógenas (Grace 2006).

Cuadro III.5.5. Efectos hipotéticos y observados de las variables en el modelo isla de *A. germinans*.

Variables		Vías observadas		
X	X → <u>Y</u>	Efectos directos (λ)	Efectos indirectos	Efectos totales
Contenido de limo	% de colonización micorrízica	0.218	0.002	0.22
	Densidad de esporas	0.318	0.057	0.375
	Riqueza de HMA	-0.189	0.214	0.025
	Contenido de humedad	-0.209	0	-0.209
Contenido de arena	% de colonización	-0.119	0.005	-0.114
	Densidad de esporas	0.512	0.151	0.663
	Riqueza de HMA	0.028	0.355	0.383
	Contenido de humedad	-0.555	0	-0.555
<u>Y</u> → Y	Y → <u>Y</u>	Efectos directos (β)	Efectos indirectos	Efectos totales
Densidad de esporas	Riqueza de HMA	0.638	0	0.638
Contenido de humedad	% de colonización	-0.009	0	-0.009
	Densidad de esporas	-0.271	0	-0.271
	Riqueza de HMA	0.122	-0.173	-0.051

X = variables exógenas, X → Y = variables endógenas que reciben efecto de variables exógenas, Y → Y = variables endógenas que afectan a otras variables endógenas, Y → Y = variables endógenas que reciben efecto de otras variables endógenas.

El modelo de la unidad “isla de *A. germinans*” explica un 11% de la variación de la colonización, 17% de la densidad de esporas y 47% de la riqueza de especies de HMA. Ninguno de los efectos directos de las variables edáficas sobre las variables fúngicas fueron estadísticamente significativos. El porcentaje de variación de la colonización micorrízica arbuscular y la densidad de esporas de HMA en el modelo son explicadas por el efecto indirecto de la textura del suelo (cuyo valor de correlación entre el limo y la arena fue significativo) (cuadro III.5.5, figura. III.5.4). Por otro lado, el porcentaje de variación de la riqueza de especies de HMA en el modelo es explicado por la influencia directa de la densidad de esporas e indirecta de la textura del suelo (ambas estadísticamente significativas).

III.5.2.2. Modelo de ecuaciones estructurales para la unidad de muestreo *A. germinans* tierra adentro

(a)

(b)

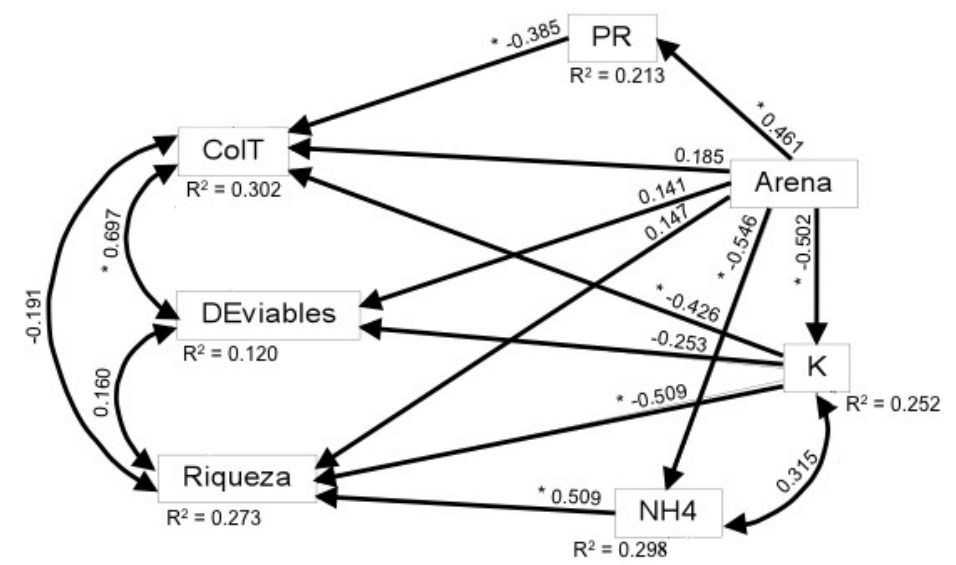
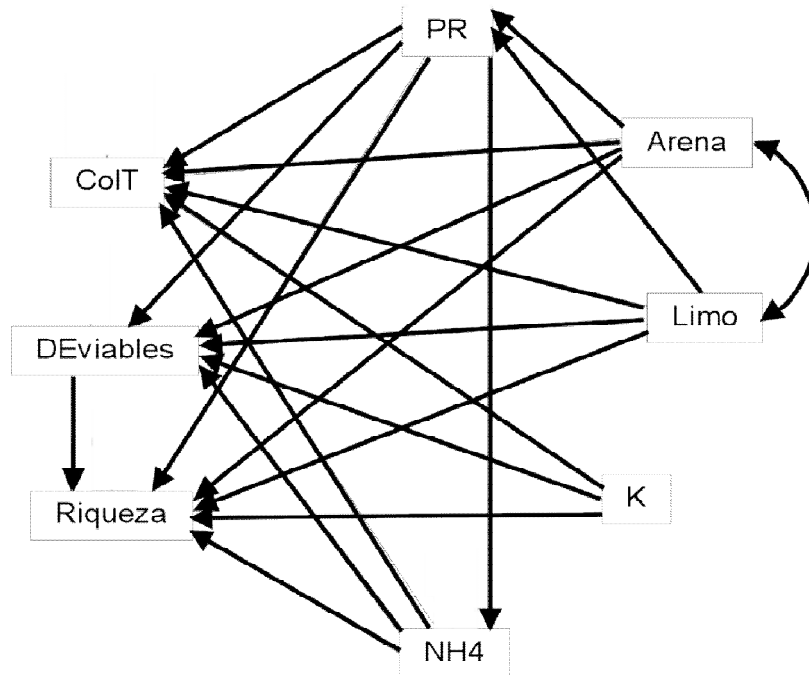


Figura III.5.5. (a) modelo inicial y (b) modelo ajustado, para la unidad de muestreo *A. germinans* tierra adentro.

Los cuadrados representan a las variables (endógenas y exógenas), las flechas unidireccionales representan regresiones lineales de una a otra variable, las flechas bidireccionales representan correlaciones entre las variables. Sobre cada flecha se señala el valor de tales regresiones y correlaciones (coeficientes estructurales). R^2 = porcentaje de variación de cada factor endógeno explicado por el modelo. PR = Potencial redox, Arena = porcentaje total de arena, K = Potasio disponible, NH4 = Amonio, CoIT = porcentaje de colonización micorrízica arbuscular total, DEviables = Densidad de esporas potencialmente viables, Riqueza = Riqueza de especies de HMA. * = vía estadísticamente significativa.

De acuerdo a los modelo de ecuaciones estructurales presentado en la figura III.5.5, en el cuadro III.5.6 se incluyen los coeficientes estructurales estandarizados directos (efecto directo de una variable sobre otra), indirectos (efecto de una variable sobre una variable endógena a través de una o más variables endógenas) y de efectos totales (la suma de todas las vías, directas e indirectas) para las relaciones causales del modelo alternativo de la unidad *A. germinans* tierra adentro.

Cuadro III.5.6. Efectos hipotéticos y observados de las variables en el modelo de *A. germinans* tierra adentro.

Variables		Vías observadas		
X	X → Y	Efectos directos (λ)	Efectos indirectos	Efectos totales
Contenido de limo	% de colonización	NA	NA	NA
	Densidad de esporas	NA	NA	NA
	Riqueza de HMA	NA	NA	NA
	Potencial redox	NA	NA	NA
Contenido de arena	% de colonización	0.053	0.181	0.234
	Densidad de esporas	0.141	0.127	0.268
	Riqueza de HMA	0.162	-0.039	0.123
	Potencial redox	0.461	0	0.461
	<i>Potasio disponible</i>	<i>-0.502</i>	<i>0</i>	<i>-0.502</i>
	<i>Amonio</i>	<i>-0.546</i>	<i>0</i>	<i>-0.546</i>
<u>Y</u> → Y	Y → Y	Efectos directos (β)	Efectos indirectos	Efectos totales
Densidad de esporas	Riqueza de HMA	NA	NA	NA
Potencial redox	% de colonización	NA	NA	NA
	Densidad de esporas	NA	NA	NA
	Riqueza de HMA	NA	NA	NA
	Amonio	NA	NA	NA
Potasio disponible	% de colonización	-0.360	0	-0.360
	Densidad de esporas	-0.253	0	-0.253
	Riqueza de HMA	-0.514	0	-0.514
Amonio	% de colonización	NA	NA	NA
	Densidad de esporas	NA	NA	NA
	Riqueza de HMA	0.545	0	0.545

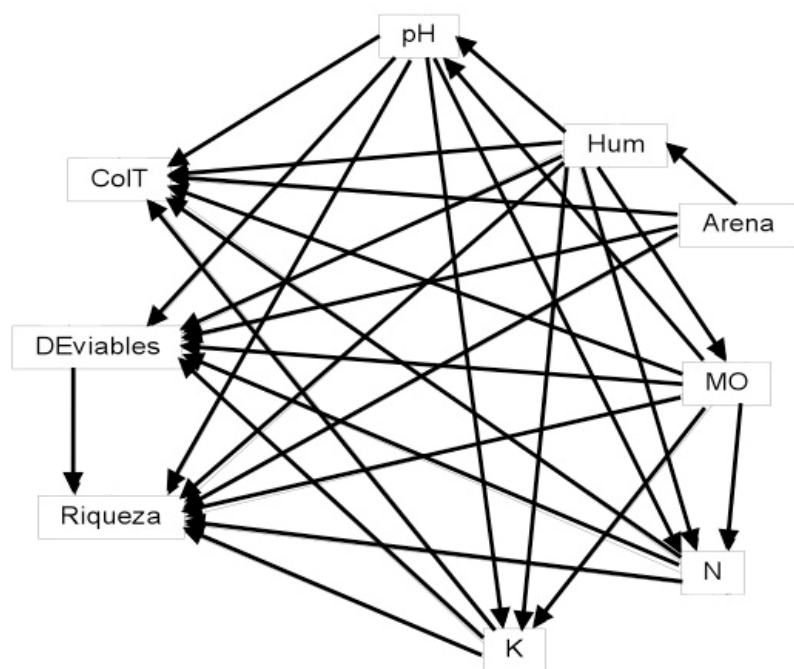
Relaciones en cursivas = relaciones no planteadas en el modelo *a priori*; NA = relaciones hipotetizadas que fueron eliminadas en el modelo ajustado. X = variables exógenas (explicativas), X → Y = variables endógenas (de respuesta) que reciben efecto de variables exógenas, Y → Y = variables endógenas que afectan a otras variables endógenas, Y → Y = variables endógenas que reciben efecto de otras variables endógenas.

De acuerdo con los resultados del análisis de la unidad *A. germinans* tierra adentro, el modelo explica el 15% de la variación del porcentaje de colonización micorrízica arbuscular y el 12% y 29% de la variación de la densidad de esporas y la riqueza de especies de HMA, respectivamente (Fig. III.5.5). El potasio y el amonio ejercieron efectos directos, estadísticamente significativos, sobre las variables fúngicas, siendo negativo el efecto del potasio sobre el porcentaje de colonización y la riqueza de especies de HMA; y el del amonio positivo sobre la riqueza de especies de HMA (cuadro III.5.6).

No todos los efectos de las variables edáficas sobre las fúngicas fueron estadísticamente significativos, pero la variación de estas últimas se halla explicada en el modelo por los efectos que sí fueron significativos. La variación del porcentaje de colonización es explicada por el efecto directo del potencial redox y del potasio, por su correlación con la densidad de esporas y por el efecto indirecto del contenido de arena en el suelo. La densidad de esporas potencialmente viables es explicada por su correlación con el porcentaje de colonización y por el efecto indirecto del contenido de arena. La riqueza de especies de HMA es explicada por el el efecto directo del potasio y el amonio y el indirecto del contenido de arena (figura III.5.5 y cuadro III.5.6).

III.5.2.3. Modelo de ecuaciones estructurales para la unidad de muestreo *C. erectus* tierra adentro

(a)



(b)

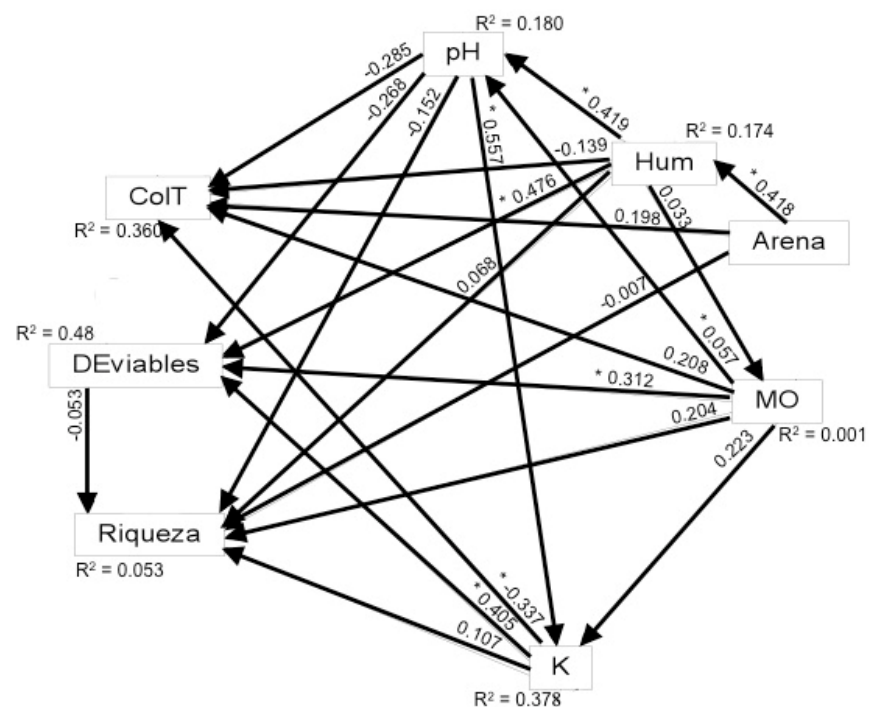


Figura III.5.6. (a) modelo inicial y (b) modelo ajustado, para la unidad de muestreo *C. erectus* tierra adentro.

Los cuadrados representan a las variables (endógenas y exógenas), las flechas unidireccionales representan regresiones lineales de una a otra variable, las flechas bidireccionales representan correlaciones entre las variables. Sobre cada flecha se señala el valor de tales regresiones y correlaciones (coeficientes estructurales). R^2 = porcentaje de variación de cada factor endógeno explicado por el modelo. Hum = Contenido de humedad del suelo, Arena = contenido de arena, MO = contenido de materia orgánica; K = Potasio disponible, ColT = porcentaje de colonización micorrízica arbuscular total, DEviables = Densidad de esporas potencialmente viables, Riqueza = Riqueza de especies de HMA. * = vía estadísticamente significativa.

De acuerdo a los modelo de ecuaciones estructurales presentado en la figura III.5.6, en el cuadro III.5.4 se incluyen los coeficientes estructurales estandarizados directos (efecto directo de una variable sobre otra), indirectos (efecto de una variable sobre una variable endógena a través de una o más variables endógenas) y de efectos totales (la suma de todas las vías, directas e indirectas) para las relaciones causales del modelo alternativo de la unidad *C. erectus* tierra adentro.

Cuadro III.5.7. Efectos hipotéticos y observados estandarizados de las variables en el modelo *C. erectus* tierra adentro.

Variables		Vías observadas		
X	X → <u>Y</u>	Efectos directos (λ)	Efectos indirectos	Efectos totales
Contenido de arena	% de colonización	0.198	-0.139	0.058
	Densidad de esporas	NA	NA	NA
	Riqueza de HMA	-0.007	0.005	-0.002
	Contenido de humedad	0.418	0	0.418
<u>Y</u> → Y	Y → <u>Y</u>	Efectos directos (β)	Efectos indirectos	Efectos totales
Densidad de esporas	Riqueza de HMA	-0.053	0	-0.053
	% de colonización	-0.285	-0.188	-0.473
	Densidad de esporas	-0.268	0.226	-0.042
	Riqueza de HMA	-0.152	0.062	-0.09
	Potasio disponible	0.557	0	0.557
Contenido de humedad	Nitrógeno total	NA	NA	NA
	% de colonización	-0.139	-0.194	-0.333
	Densidad de esporas	0.476	-0.005	0.471
	Riqueza de HMA	0.068	-0.056	0.012
	Potasio disponible	0	0.242	0.242
	Nitrógeno total	NA	NA	NA
	Contenido de materia orgánica	0.033	0	0.033
Potasio disponible	pH	0.419	0.002	0.421
	% de colonización	-0.337	0	-0.337
	Densidad de esporas	0.405	0	0.405
	Riqueza de HMA	0.107	-0.021	0.086
Nitógeno total	% de colonización	NA	NA	NA
	Densidad de esporas	NA	NA	NA
	Riqueza de HMA	NA	NA	NA
Contenido de materia orgánica	% de colonización	0.208	-0.102	0.106
	Densidad de esporas	0.312	0.088	0.400
	Riqueza de HMA	0.204	-0.003	0.201
	Potasio disponible	0.223	0.032	0.255
	Nitrógeno total	NA	NA	NA
	pH	0.057	0	0.057

NA = relaciones hipotetizadas que fueron eliminadas en el modelo final. X = variables exógenas (explicativas), X → Y = variables endógenas (de respuesta) que reciben efecto de variables exógenas, Y → Y = variables endógenas que afectan a otras variables endógenas, Y → Y = variables endógenas que reciben efecto de otras variables endógenas.

El modelo de la unidad de muestreo *C. erectus* tierra adentro explica el 36% de la variación del porcentaje de colonización, el 49% de la densidad de esporas de HMA y el 5% de la riqueza de especies de HMA (Fig. III.5.6). El contenido de humedad, de materia orgánica y de potasio disponible ejercieron efectos directos positivos significativos sobre las variables fúngicas, siendo negativo el efecto del potasio sobre la colonización y positivo sobre la densidad de esporas; del mismo modo, el efecto del contenido de materia orgánica fue positivo sobre la densidad de esporas (cuadro III.5.4).

No todos los efectos de las variables edáficas sobre las fúngicas fueron estadísticamente significativos, pero la variación de estas últimas se halla explicada en el modelo por los efectos que sí fueron significativos. La variación del porcentaje de colonización micorrízica es explicada por el efecto directo del potasio e indirecto del contenido de arena, de humedad y de materia orgánica y el pH. La variación de la densidad de esporas es explicada por el efecto directo del contenido de humedad, de materia orgánica y de potasio y el indirecto del contenido de arena, humedad y materia orgánica y el pH. La riqueza de especies de HMA es explicada por el efecto indirecto del contenido de arena, humedad y materia orgánica y el pH (figura III.5.6 y cuadro III.5.4).

III.6. DISCUSIÓN

Los manglares son ecosistemas altamente productivos que proporcionan múltiples servicios, usos y funciones de valor para la sociedad, para la flora y la fauna silvestre, y para el mantenimiento de sistemas y procesos naturales (Agráz-Hernández et al. 2006), por ello son considerados de importancia internacional en cuanto a la conservación de la biodiversidad y el bienestar de las comunidades humanas (Ramsar 2006). Muchas de sus funciones ecológicas han sido poco exploradas, entre ellas cuestiones biológicas como las asociaciones mutualistas que establecen con los HMA (Bohrer et al. 2004) y las relaciones entre el medio abiótico y la dinámica de la asociación micorrízica arbuscular. Este estudio representa una primera aproximación a las relaciones del medio edáfico y los HMA en sistemas de manglar dominados por *A. germinans* y *C. erectus*, en México.

De acuerdo con Feller y Sitnik (1996) los factores abióticos en los manglares, tales como la salinidad, los nutrimentos, el potencial redox y la textura del suelo varían a lo largo de la zona intersticial, encontrándose sus gradientes a menudo correlacionados. La temperatura, la salinidad, la frecuencia de la inundación de marea, la textura del suelo y el grado de anoxia del suelo y el pH operan de manera sinérgica y antagonista a diferentes escalas espaciales y temporales sobre la distribución del manglar (Alongi 2008) y también sobre los HMA (Pawlowska y Charvat 2002; Sengupta y Chaudhuri 2002; Wirsel 2004; Krishna 2005; Juniper y Abbott 2006; Carrenho et al. 2007; Kumar y Ghose 2008).

En los modelos de ecuaciones estructurales de cada unidad, la relación de las variables edáficas con las variables fúngicas y los coeficientes estructurales de estas relaciones fueron distintos, lo que implica que en los manglares estudiados, los HMA se hallan influenciados una serie de variables edáficas relacionadas entre sí, dependientes de las condiciones de la hidrología de cada sistema. La variable edáfica que influyó de manera indirecta (a través de su influencia sobre el contenido de humedad y su relación con la variación del contenido de potasio y el amonio a lo largo de la zona intersticial) a las variables fúngicas, fue el contenido de arena.

La salinidad es reportada como una variable de efecto detrimental sobre los hongos micorrizógenos arbusculares (Kim y Weber, 1985; Juniper y Abbott, 1993; Sengupta y Chaudhuri, 2002; Krishna, 2005; Juniper y Abbott, 2006; Asghari et al. 2008). En nuestro estudio tal variable no se halló ejerciendo efectos sobre las variables fúngicas, aún en la unidad “isla de *A. germinans*” donde en la temporada de sequía los valores de salinidad fueron muy elevados. Es posible que las especies de HMA locales se hallen adaptadas a estos niveles de salinidad (Juniper y Abbott 2006; Wang et al. 2010).

III.6.1. Isla de *A. germinans*

En la unidad “isla de *A. germinans*”, unidad con inundación permanente y mayor contenido de limo de las tres unidades y donde se registraron los valores más bajos de colonización, densidad de esporas y riqueza de especies de HMA, las variables edáficas que explican la variación de las variables fúngicas, fueron la textura y el contenido de humedad. De acuerdo con el modelo de ecuaciones estructurales de esta unidad, las variables fúngicas se encuentran explicadas por la influencia indirecta de la textura del suelo sobre el contenido de humedad. El porcentaje de variación explicada para el porcentaje de colonización y la densidad de esporas es menor al 20%, pero el de la riqueza de especies de HMA es del 47%, esto debido a que recibe influencia de la densidad de esporas.

El efecto de la textura del suelo sobre los HMA, sugiere que, a lo largo de esta unidad (ya que los puntos fueron tomados desde la orilla de costa de la isla hacia

adentro de la misma; ver Figura 3), en los puntos de muestreo en los que la textura es más arenosa, al existir mayor espacio entre las partículas de suelo podría existir un mayor flujo de oxígeno entre las partículas (Aguilera 1989; Brady y Weil 2008), que permitiese el desarrollo de los micobiontes en mayor medida que en puntos con mayor contenido de limo. Por otro lado, el impedimento mecánico causado por una textura fina del suelo (en comparación con la textura gruesa producto de mayor contenido de la arena) favorece la deposición de suberina en la epidermis de las raíces, lo cual incrementa la resistencia a la colonización micorrízica (Carrenho et al. 2007); no se encontraron registros en la literatura de la producción de suberina en las raíces de *Avicennia germinans*, pero se sugiere realizar estudios en este aspecto para considerar o rechazar tal efecto sobre los HMA. Adicionalmente, con un espacio reducido entre las partículas del suelo, el estrés mecánico en las raíces se incrementa, aumentando la ruptura de las capas corticales de éstas y por tanto disminuyendo los sitios de colonización para los HMA (Carrenho et al. 2007).

En los suelos húmedos, la red hifal retiene viabilidad principalmente a través de conexiones con raíces oxigenadas de plantas tolerantes a la inundación (Muthukumar et al. 2004). En los suelos donde se establece *A. germinans* es posible que los HMA sobrevivan en la porción oxigenada alrededor y dentro de las raíces (McKee 1993), pero se encuentren limitados afuera de éstas por la falta de oxígeno; siendo más lentos para germinar desde esporas o para colonizar nuevas raíces por colonización secundaria (Muthukumar et al. 2004). Estos autores mencionan que la reducción o la falta total de inóculo micorrízico en suelos húmedos es a menudo la causa de la baja incidencia de las micorrizas en algunas plantas de humedales.

Además del ambiente anóxico promovido por la inundación, es posible que el menor grado de colonización micorrízica arbuscular en las raíces de *A. germinans* pudiera deberse a que existen mayores costos de carbono del funcionamiento de las raíces en suelos inundados que en aquellos bien drenados, donde el carbono invertido en estructuras para la ventilación de la raíz de otro modo podría ser invertido en estructuras para la absorción del agua y nutrimentos; esa limitación en la cantidad de carbono disponible puede limitar el establecimiento de la asociación micorrízica arbuscular (Ball 1988).

III.6.2. *A. germinans* tierra adentro

Las variables edáficas que explican el mayor grado de variación de los HMA en la unidad de *A. germinans* tierra adentro fueron el contenido de arena, el potasio y el amonio. El contenido de arena influye de manera indirecta a las variables fúngicas a través de la relación de su gradiente con el de el potasio y el amonio. Los coeficientes estructurales del modelo, sugieren que en puntos con mayor contenido de arena (en comparación de aquellos con más partículas de limo), puesto que la lixiviación tiende a ser mayor, los nutrimentos tales como el potasio tenderían a encontrarse en menor concentración. Por otro lado, en puntos con mayor contenido de limo, las condiciones de retención del agua promoverían transformaciones del nitrógeno que conducirían a la formación de amonio.

La unidad "*A. germinans* tierra adentro" (unidad con mayor desarrollo de la asociación que la unidad de isla, al presentar mayor densidad de esporas y mayor colonización, pero menor que en la unidad de *Conocarpus*) posee un hidropereodo más dinámico que la unidad de isla. A lo largo del día esta unidad se inunda y se drena de agua conforme el asenso y descenso de la marea (capítulo 1). Dado que el contenido de humedad influye el contenido de nutrimentos en el suelo (Moreno-Casasola et al. 2006; Brady y Weil 2008), estos factores pueden variar conforme el cambio de inundación.

El potasio disponible y el amonio se encuentran ejerciendo efectos directos y totales sobre la asociación micorrízica en *A. germinans* de la unidad tierra adentro. El ciclo bioquímico del nitrógeno y otros ciclos de nutrimentos dentro de los bosques de manglar son procesos potencialmente importantes para el desarrollo de los bosques y otra biota del ecosistema (Sengupta y Chaudhuri 1991). Los distintos nutrimentos presentes en el suelo se encuentran correlacionados, así que cambios en disponibilidad de nitrógeno se encuentran estrechamente relacionados con la disponibilidad de otros nutrimentos (Feller et al. 2003). De acuerdo a Furlan y Bernier (1989), la fertilización con nitrógeno puede estimular la colonización radical y la fertilización con potasio incrementa la producción de esporas.

El potasio ha sido reportado como estimulador para la micorrización (Furlan y Bernier 1989), y un mínimo de este elemento en el suelo es un prerequisite para la colonización en algunas especies de plantas (Ouimet et al. 1996), ya que la deficiencia de potasio disminuye la translocación de fotosintatos de las hojas al resto de la planta, de los cuales los micobiontes pueden derivar carbono, e inhibe la síntesis de formas complejas de carbohidratos (en cambio un nivel óptimo de éste puede favorecer la acumulación de carbohidratos en el córtex, donde se hallan fácilmente disponibles para el micobionte) (Furlan y Bernier 1989). En las unidades de muestreo estudiadas se registraron concentraciones bajas y muy bajas de este nutrimento pero de manera contraria al efecto reportado en la literatura, en el manglar de *A. germinans* tierra adentro, el potasio se encuentra ejerciendo un efecto negativo sobre la colonización radical y la riqueza de especies. Esto sugiere que la concentración de potasio es suficiente para establecer la colonización y que ese efecto negativo se debe simplemente a la relación del elemento con el gradiente de textura (donde hay mayor contenido de limo, que dificulta el desarrollo de los HMA, hay mayor concentración de potasio también). Por otro lado, existen pocos estudios que aborden las relaciones del potasio con los HMA, no se descarta que, como sucede con otros nutrimentos tales como el fósforo (Gerschefske 1988; Cornwell et al. 2001; Zubeck et al. 2013), al llegar a cierta concentración de potasio en el suelo, el efecto sobre los HMA se vuelva detrimental.

Las transformaciones de nitrógeno en los suelos hídricos son una compleja variedad de procesos interrelacionados, controlados por la actividad microbiana y el estado redox del suelo (Richardson y Vepraskas 2001). El efecto del amonio sobre la colonización micorrízica y la densidad de esporas refleja la dinámica hidrológica de la unidad “*A. germinans* tierra adentro”. En los ambientes reducidos (como los manglares costeros y en particular las zonas más cercanas a la línea de costa), la mayor forma de nitrógeno inorgánico combinado es el amonio (Boto y Wellington 1984). El efecto de supresión del nitrógeno edáfico sobre los HMA ha sido atribuido primariamente a cambios de pH asociados con las variaciones del mismo (Thompson, 1986). Por otra parte, las formas de nitrógeno presentes en el suelo afectan el crecimiento hifal y actividad metabólica de los HMA. La fuente de nitrógeno presente puede influenciar el crecimiento de la raíz y como resultado afectar el intercambio de nutrimentos y el crecimiento de los HMA, o puede tener influencia directa en el crecimiento hifal (Krishna 2005). La aplicación de NH_4^+ promueve niveles menores de crecimiento hifal y de formación de vesículas, en comparación con la aplicación de NO_3^- , ante el cual se observa una mayor formación de arbusculos (Carrenho et al. 2007). El modelo de esta unidad no mostró efectos del amonio sobre la colonización total pero sí sobre la riqueza de especies de HMA, lo que podría estar reflejando que, siendo este nutrimento detrimental para el desarrollo de los HMA, ante una mayor concentración del mismo, menos especies son capaces de desarrollarse.

III.6.3. *C. erectus* tierra adentro

En la unidad “*C. erectus* tierra adentro”, donde el porcentaje de colonización, la densidad de esporas y la riqueza de especies de HMA fueron mayores que en las otras dos unidades, el contenido de humedad, de materia orgánica y de potasio en el suelo ejercieron efectos directos sobre las variables fúngicas. Además, la variación de éstas está influida de manera indirecta también por el contenido de arena, de humedad, de materia orgánica y por el pH del suelo. El modelo de esta unidad explica la mayor variación de las variables fúngicas, a excepción de la riqueza de especies de HMA, de la cual explica únicamente el 5%, pues no recibe efecto directo significativo de ninguna variable.

En esta unidad, con escaso ingreso de agua con excepción de la temporada de lluvias, el contenido de humedad en el suelo se encuentra ejerciendo un efecto sobre los HMA contrario al que ejerce en las unidades de *A. germinans*. En esta unidad, el efecto sobre la densidad de esporas es positivo, debido al arrastre de las esporas desde otros sitios, producido de la escorrentía de agua de lluvia, tal como se registró en dunas costeras (Ramos-Zapata et al. 2011) y manglares dominados por *C. erectus* en la costa de Yucatán (Ramírez-Viga 2011).

Al igual que en la unidad de *A. germinans* tierra adentro, en la de *Conocarpus* el potasio ejerce un efecto negativo sobre el porcentaje de colonización. Además, este factor se encuentra ejerciendo un efecto positivo sobre la densidad de esporas, junto con el contenido de materia orgánica. De acuerdo a Furlan y Bernier (1989), la fertilización con potasio incrementa la producción de esporas, lo que explicaría el efecto mencionado. Por otro lado, también es posible que los efectos positivos del potasio y el contenido de materia orgánica, mostrados por el modelo, se deban a la asociación de éstas con zonas más húmedas en la unidad (en las que se pueden estar acumulando las esporas por efecto del flujo de agua), donde la descomposición del mantillo y formación de materia orgánica (Aguilera 1989; Jaramillo 2002; Moreno-Casasola et al. 2006) y disponibilidad de nutrimentos tales como el potasio es mayor (Aguilera 1989; Jenny 1994; Brady y Weil, 2008; Dorronsoro, 2012).

La riqueza de especies de HMA fue mayor en la rizósfera de *Conocarpus* que en la de *Avicennia*, pero esta variable es escasamente explicada por el modelo, lo que sugiere que, ante la ausencia de factores “estresantes” mayores, como el contenido de humedad, observados en las unidades de *Avicennia*, la riqueza de especies se encuentra controlada por otros factores que no fueron incluidos en el modelo. Las retroalimentaciones entre la planta y las condiciones del suelo controlan la estructura de la comunidad de HMA a través de una esporulación, crecimiento y supervivencia diferenciales de los taxos de HMA (Egerton-Warburton et al. 2007). La distinta riqueza de especies de HMA registrada en las unidades (que poseen condiciones ambientales diferenciales que afectan a tal variable) es un reflejo de que distintas especies tienen capacidades distintas para sobrevivir en ambientes particulares (Krishna 2005; Egerton-Warburton et al. 2007; D’Souza y Felinov 2013a). La mayor riqueza de HMA en la unidad de *C. erectus* podría estar asociada a la riqueza de especies vegetales (van der Heijden et al. 1998; Hedlund et al. 2003), que en las áreas dominadas por *Conocarpus* es mayor que en las dominadas por *Avicennia* (Reynoso y Santana 2008).

III.7. CONCLUSIONES

El porcentaje de colonización micorrízica arbuscular, la densidad de esporas y la riqueza de especies de HMA se encuentran influenciadas por las variables edáficas examinadas en cierto grado, pero existe otro porcentaje de variación que no fue explicado por los modelos. Este porcentaje de variación puede estar asociado con variables tales como la riqueza de especies vegetales en los manglares, la identidad y la fenología de los hospederos.

En los manglares estudiados los HMA se hallan influenciados por una serie de variables edáficas relacionadas entre si, dependiente de la ubicación e hidrología particulares de cada sistema.

En la unidad de isla, la textura y su efecto a través del contenido de humedad del suelo, explicaron a las variables fúngicas. En la unidad tierra adentro de esta especie, las variables que explican a los HMA fueron el contenido de potasio y de amonio, que además del efecto directo que ejercen sobre los micobiontes, reflejan el gradiente de textura y la hidrología del sitio. En la unidad de *C. erectus* el flujo de agua determina en gran medida la densidad de esporas en el sitio; y el contenido de materia orgánica y potasio, que mostraron efectos sobre la colonización y la densidad de esporas, además del efecto directo del potasio, reflejan su relación con los sitios más húmedos; la riqueza de especies de HMA en esta unidad parece estar asociada principalmente a factores no edáficos tales como la riqueza de plantas en la unidad.

Aún cuando la relación de los HMA con las variables edáficas sea más compleja en las unidades tierra adentro, en las tres unidades ésta refleja en cierto grado la influencia del contenido de humedad en el suelo, sobre las demás variables.

En las unidades tierra adentro, donde el contenido de humedad del suelo es menor que en la unidad de isla y por tanto ejerce un impacto menos determinante sobre los HMA, otras variables controlan la variación de los micobiontes, haciendo la red de interacciones suelo-HMA más compleja.

III. 8. LITERATURA CITADA

- Abbott, L. y Robson, A. 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 35(2-3):121-150
- Agraz-Hernández, C. M., Noriega-Trejo, R., López-Portillo, J., Flores-Verdugo, F. y Jiménez-Zacarias, J. 2006. Guía de Campo. Identificación de los Manglares en México. Universidad Autónoma de Campeche. México. 45 pp.
- Aguilera, N. 1989. Tratado de edafología de México. Tomo I. Facultad de Ciencias, Dirección General de Publicaciones. México.
- Asghari, H. 2008. Vesicular-arbuscular (VA) mycorrhizae improve salinity tolerance in pre-inoculation subterranean clover (*Trifolium subterraneum*) seedlings. *International Journal of Plant Production*. 2(3):243-256.
- Aziz, T., Sylvia, D. M. y Doren, R. R. 1995. Activity and Species Composition of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Following Soil Removal. *Ecological Applications*. 5(3):776-784.
- Bago, B., Pfeffer, P. y Shachar-Hill, Y. 2000. Carbon Metabolism and Transport in Arbuscular Mycorrhizas. *Plant Physiology*. 124:949-957.
- Ball, M. 1988. Review article: Ecophysiology of mangroves. *Trees*. 2:129-142.
- Bohrer, K., Friese, C. y Amon, J. 2004. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in differing wetland habitats. *Mycorrhiza*. 14:329-337.
- Boto K. y Wellington J. 1984. Soil characteristics and nutrient status in a northern Australian mangrove forest. *Estuaries*. 7:61-69.
- Brady, N. y Weil, R. 2008. Nature and properties of soils. Prentice Hall. USA. 975pp.
- Carrenho, R., Botelho, S., Ramos, V. y Schunk, E. 2007. The effect of different soil properties on arbuscular mycorrhizal colonization of peanuts, sorghum and maize. *Acta Botanica Brasilica*. 21(3):723-730.
- Carvalho, L., Correia, P., Caçador, I. y Martins-Loução. 2003. Effects of salinity and flooding on the infectivity of salt marsh arbuscular mycorrhizal fungi in *Aster tripolium* L. *Biology and Fertility of Soils*. 38:137-143.
- Chaudhary, V., Bowker, M., O'Dell, T., Grace, J., Redman, A., Rilling, M. y Johnson, N. 2009. Untangling the biological contributions to soil stability in semiarid shrublands. *Ecological Applications*. 19(1):110-122.
- Cornwell, W. K., Bedford, B. L. y Chapin, C. T. 2001. Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in a phosphorus-poor wetland and mycorrhizal response to phosphorus fertilization. *American Journal of Botany*. 88(10):1824-1829.

De Oliveira, A. y de Oliveira, L. 2005. Seasonal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi in plants of *Theobroma grandiflorum* Schum and *Paullinia cupana* Mart. of an agroforestry system in central amazonia, amazonas state, Brazil. *Brazilian Journal of Microbiology*. 36:262-270.

Dorransoro, C. 2012. Introducción a la edafología. [Citado el domingo 30 de septiembre de 2012]. Disponible en: <http://www.edafologia.net/introeda/tema00/progr.htm>.

D'Souza, J. y Felinov B. 2013a. Biodiversity of Arbuscular Mycorrhizal (AM) fungi in mangroves of Goa in West India. *Journal of Forestry Research*. 24(3):515–523.

D'Souza, J. y Felinov B. 2013b. Seasonal Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Mangroves of Goa, India. *International Journal of Biodiversity*. 2013:1-7.

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(4):527-544.

Entry, J., Rygiewicz, P., Watrud, L. y Donnelly, P. 2002. Arbuscular mycorrhizal response to adverse soil conditions. En: Eds. Sharma, A.K. y Johri. 2002. Arbuscular Mycorrhizae Interactions in Plants, Rhizosphere and Soils. B.N. Science Publishers, Inc. India. 311 p.

Espinosa-Victoria, D. 2000. Diálogo molecular: Hongo micorrízico Arbuscular-raíz. En: Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (eds). Ecología, fisiología y biotecnología de la Micorriza Arbuscular. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Mundi Prensa. México. 251 pp.

Feller, I. y Sitnik, M. 1996. Mangrove Ecology: A Manual for a Field Course A Field Manual Focused on the Biocomplexity on Mangrove Ecosystems. Smithsonian Institution. Washington, Estados Unidos. 21pp.

Feller, I., Whigham, D., McKee, K. y Lovelock, C. 2003. Nitrogen limitation of growth and nutrient dynamics in a disturbed mangrove forest, Indian River Lagoon, Florida. *Oecologia*. 134:405–414.

Furlan, V. y Bernier, M. 1989. Effects of N, P, and K on formation of vesicular-arbuscular mycorrhizae, growth and mineral content of onion. *Plant and Soil*. 113:167-174.

Gerschefske, D., Daniels, B. y Wilson, G. 1988. Relationship of soil fertility to suppression of the growth response of mycorrhizal big bluestem in non-sterile soil. *New Phytologist*. 109:473-481.

Ghorbani, M., Khara, J. y Abbaspour, N. 2012. Effects of season and soil conditions on the mycorrhizal status and colonization of seven grass species. *Iranian Journal of Plant Physiology*. 2(2):387 -393.

Grace, J. 2006. Structural equation modeling and natural Systems. Cambridge. New York, United States of America. 365pp.

Hedlund, K., Santa Regina, I., Van der Putten, W., Leps, J., Díaz, T., Korthals, G., Lavorel, S., Brown, V., Gormsen, D., Mortimer, S., Rodríguez, C., Roy, J., Smilauer, P., Smilauerová, M. y Van Dijk, C. 2003. Plant species diversity, plant biomass and responses of the soil community on abandoned land across Europe: idiosyncrasy or above-belowground time lags. *OIKOS* 103: 45–58, 2003.

Hoefnagels, M., Broome, S. y Shafer, S. 1993. Vesicular-arbuscular Mycorrhizae in Salt Marshes in North Carolina. *Estuaries*. 16(4):851-858.

Hu, L. y Bentler, P. 1995. Evaluating model fit. En: Hoyle, R. H. (ed.). Structural equation modeling: concepts, issues, and applications. Sage Publications, Inc., Thousand Oaks, California. pp. 76-99.

Jaramillo, J. 2002. Introducción a la ciencia del suelo. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de ciencias. Colombia 613pp.

Jenny, H. 1994. Factors of soil formation A System of Quantitative Pedology. Dover Publications, Inc. Estados Unidos de América. 191pp

Juniper, S. y Abbott, L. 1993. Review Vesicular-arbuscular mycorrhizas and soil salinity. *Mycorrhiza*. 4:45-57.

Juniper, S. y Abbott, L. 2006. Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*. 16:371-379.

Kim, C. K. y Weber, D.J. 1985. Distribution of VA mycorrhiza on halophytes on inland salt playas. *Plant and Soil*. 83:207-214.

Kumar, T y Ghose, M. 2008. Status of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in the Sundarbans of India in relation to tidal inundation and chemical properties of soil. *Wetlands Ecology and Management*. 16:471-483.

Krishna, K. R. 2005. Mycorrhizas A molecular análisis. Science Publishers, Inc. India. 316 pp.

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

La Peyre, M., Reams, M., Templet, P y Grace, J. 2001. Identifying Determinants of Nations' Wetland Management Programs Using Structural Equation Modeling: An Exploratory Analysis. *Environmental Management*. 27(6):859–868.

Lovelock, C. y Miller, R. 2002. Heterogeneity in Inoculum Potential and Effectiveness of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Ecology*. 83(3):823-832.

Lugo, M., Gonzalez, M. E. y Cabello, M. N. 2003. Arbuscular mycorrhizal fungi in a mountain grassland, Seasonal variation of colonization studied, along with its relation to grazing and metabolic host type. *Mycologia*. 95: 407–415.

- Mahmood, T. e Iqbal, S. H. 1982. Influence of soil moisture contents on VA mycorrhizal and Pathogenic infection by *Rhizoctonia solani* in *Brassica napus*. *Pakistan Journal of Agricultural Research*. 3(1):45-49.
- McCune, B. y Grace, J. 2002. Analysis of Ecological Communities. MjM Software Design. Oregon, Estados Unidos de América. 300 pp.
- McGarigal, K., Cushman, S. y Stafford, S. 2000. Multivariate statistics for wildlife and ecology research. Springer Science+Business Media, Inc. Estados Unidos de América. 283 pp.
- McKee, K. 1993. Soil Physicochemical Patterns and Mangrove Species Distribution--Reciprocal Effects?. *Journal of Ecology*. 81(3):477-487.
- McMillen, B., Juniper, S. y Abbott, L. K. 1998. Inhibition of hyphal growth of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus in soil containing sodium chloride limits the spread of infection from spores. *Soil Biology and Biochemistry*. 30: 1639–1646.
- Miller, S. 2000. Arbuscular mycorrhizal colonization of semi-aquatic grasses along a wide hydrologic gradient. *New Phytologist*. 145:145-155
- Moreno-Casasola, P. E., Peresbarbosa, R. y Travieso-Bello, A. C. (eds). 2006. Estrategias para el manejo costero integral: el enfoque municipal. Instituto de Ecología, A.C., CONANP y Gobierno del Estado de Veracruz-Llave. México. 1266 pp.
- Muthukumar, T. y Udaiyan, K. 2000. Arbuscular mycorrhizas of plants growing in the Western Ghats region, Southern India. *Mycorrhiza*. 9:297–313.
- Muthukumar, T., Udaiyan, K. y Shanmughavel, P. 2004. Mycorrhiza in sedges—an overview. *Mycorrhiza*. 14:65–77.
- Ouimet, R., Camiré, C. y Furlan, V. 1996. Effect of soil K, Ca and Mg saturation and endomycorrhization on growth and nutrient uptake of sugar maple seedlings. *Plant and Soil*. 179:207-216
- Pawłowska, T. y Charvat, I. 2002. Influence of edaphic and environmental factor son arbuscular mycorrhizae. En: Eds. Sharma, A. y Johri, B. 2002. Arbuscular Mycorrhizae, Interactions in Plants, Rhizosphere and soils. Science Publishers, Inc. India. 311pp.
- Peterson, R. Massicotte, H. y Melville, L. 2004. MYCORRHIZAS Anatomy and Cell Biology. NRC Research Press. Canadá. 173 p.
- Ramírez-Viga, T. 2011. Evaluación de la asociación micorrízica arbuscular en el mangle Botoncillo *Conocarpus erectus* L. (Combretaceae) en la reserva de la Biósfera Ría Lagartos, Yucatán. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán. Yucatán, México.
- Ramos-Zapata, J., Guadarrama, P. y Navarro, J. 2008. Estimación del Número de propágulos infectivos de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). En: Álvarez-

Sánchez, J. y Monroy, A. comp. Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración. Las prensas de ciencias. México. Pp 17-27.

Ramos-Zapata, J.; Zapata-Trujillo, R.; Ortíz-Días, J. Y Guadarama, P. (2011). Arbuscular mycorrhizas in a tropical coastal dune system in Yucatan, Mexico. *Fungal ecology*. 4:256-261.

Reynoso, B. y Santana, B. 2008. Manejo y conservación de la pesquería y biodiversidad arrecifal de la provincia montecristi, República Dominicana. Informe técnico de flora y vegetación de la zona costera de Montecristi. Ministerio De Medio Ambiente Y Recursos Naturales. Viceministerio de Recursos Costeros y Marinos. República Dominicana. 27pp.

Richardson, J. y Vepraskas. 2001. Wetland soils genesis, hydrology, landscapes and classification. Lewis Publishers. Estados Unidos de América. 417pp.

Rilling, M., Wright, S y Eviner, V. 2002. The role of arbuscular mycorrhizal fungi and glomalin in soil aggregation: comparing effects of five plant species. *Plant and Soil*. 238:325–333.

Ruiz-Lozano, J. y Azcón, R. 1996. Viability and infectivity of mycorrhizal spores after long term storage in soils with different water potentials. *Applied Soil Ecology*. 3:183-186.

Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Primera edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 504 pp.

Sánchez, 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. 133pp.

Secretaría de la Convención de Ramsar. 2006. Manual de la Convención de Ramsar: Guía a la Convención sobre los Humedales (Ramsar, Irán, 1971), 4a. edición. Secretaría de la Convención de Ramsar. Suiza. 121 pp.

Sengupta, A. y Chaudhuri, S. 1991. Ecology of heterotrophic dinitrogen fixation in the rhizosphere of mangrove plant community at the Ganges river estuary in India. *Oecologia*. 87:560-564.

Sengupta, A. y Chaudhuri, S. 2002. Arbuscular mycorrhizal relations of mangrove plant community at the Ganges river estuary in India. *Mycorrhiza*, 12: 169–174.

Sharma, A. K. y Johri, B. N. 2002. Arbuscular Mycorrhizae Interactions in Plants, Rhizosphere and Soils. Science Publishers, Inc. India. 311 p.

Sikes, B., Powell, J. y Rillic, M. 2010. Deciphering the relative contributions of multiple functions within plant-microbe symbioses. *Ecology*. 91(6):1591-1597.

- Smith, S. E. y Read, D. J. 2008. Mycorrhizal Symbiosis. Tercera edición. Elsevier Ltd. Estados Unidos de América. 804 pp.
- Thompson, J. B. 1986. Soilless culture of vesicular-arbuscular mycorrhizae of cereals: Effects of nutrient concentration and nitrogen source. *Canadian Journal of Botany*. 64: 2282–2296.
- Vallino, M., Fiorilli, V. y Bonafante, P. 2013. Rice flooding negatively impacts root branching and arbuscular mycorrhizal colonization, but not fungal viability. *Plant, Cell and Environment*. 37(3):557-572.
- Van der Heijden, M. G., Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*. 396:69–72.
- Wang, Y., Quiu, Q., Yang, Z., Hu, Z., Fung-Yee, N y Xin, G. 2010. Arbuscular mycorrhizal fungi in two mangroves in South China. *Plant Soil*. 331:181-191.
- Wang, Y., Huang, Y., Qiu, Q., Xin, G., Yang, Z. y Shi, S. 2011. Flooding Greatly Affects the Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Communities in the Roots of Wetland Plants. *PLoS ONE*. 6(9):e24512. doi:10.1371/journal.pone.0024512.
- Wirsel, S. 2004. Homogenous stands of a wetland grass harbour diverse consortia of arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology*. 48:129–138.
- Yang, H., Zang, Y., Yuan, Y., Tang, J. y Chen, X. 2012. Selectivity by host plants affects the distribution of arbuscular mycorrhizal fungi: evidence from ITS rDNA sequence metadata. *BMC Evolutionary Biology*. 12:50.
- Zubek, S., Blaszkowski, J., Seidler-Lozykowska, K., Baba, W. y Mleczko, P. Arbuscular mycorrhizal fungi abundance, species richness and composition under the monocultures of five medicinal plants. *Acta Scientiarum Polonorum-Hortorum Cultus*. 12(5):127-141.

CONCLUSIONES GENERALES

Este estudio representa una primera aproximación a la relación de las variables edáficas y la asociación micorrízica en los manglares de la costa de Yucatán y resalta las variables que requieren ser estudiadas en este sentido. El registro amplio del estado del medio abiótico con el que se relaciona la dinámica de la asociación micorrízica arbuscular permite esclarecer los mecanismos de funcionamiento de esta fracción del ecosistema de manglar.

Las unidades estudiadas en la laguna costera “La Carbonera”, Yucatán, México son manglares de tipo borde, con características ambientales particulares de acuerdo a la textura del suelo, contenido de materia orgánica y la hidrología de la unidad, que determinan el tiempo de residencia del agua en el suelo. La presencia de *C. erectus*, en contraste con la de *A. germinans* se encuentra correlacionada con una textura del suelo más gruesa, menor contenido de humedad y por tanto un ambiente más oxidado y con menor concentración de materia orgánica y nutrimentos.

No todas las variables edáficas presentaron diferencias significativas entre colectas, lo que pudiera estar reflejando un estado intermedio de cambio en el ambiente edáfico de la temporada de sequía a la temporada de lluvias o bien que la dinámica hidrológica del manglar favorece una variación de estos factores a una escala de tiempo más corta, acoplada a la variación de la marea.

Con respecto al medio edáfico, las unidades tierra adentro son más similares entre sí y más diferentes de la unidad de isla de *A. germinans* estudiada.

Se registraron un total de 16 especies de hongos micorrizógenos arbusculares en la rizósfera de *A. germinans* y *C. erectus*, pertenecientes a 10 géneros y 5 familias. Las especies más frecuentes, presentes en todos los sitios y en ambas temporadas de colecta, fueron *Claroideoglossum etunicatum* y *Funneliformis geosporus*. *Glomus hyderabadensis* y *Gigaspora candida* representan nuevos registros para México. Todas las especies de HMA reportadas en este estudio, a excepción de *Glomus mosseae* y *F. geosporus*, representan nuevos registros para el estado de Yucatán.

La composición y frecuencia relativa de especies de HMA fueron distintas entre las unidades de *A. germinans* y la de *C. erectus*. Estas diferencias se atribuyen a diferencias entre las especies de HMA en la capacidad de desarrollarse en las condiciones ambientales de una u otra unidad. También podrían estar indicando que existe una complementariedad funcional entre las especies de mangle estudiadas y las de los HMA con los que se asocian. La riqueza y composición de especies de HMA presentaron variación entre las temporadas de colecta, sugiriendo que las especies presentes en los manglares estudiados poseen distintas capacidades y mecanismos para subsistir bajo las condiciones ambientales prevalescentes en distintas estaciones.

En comparación con los sitios donde se establece *Avicennia*, los sitios de *Conocarpus* son más favorables para el desarrollo de los HMA, debido a las condiciones edáficas y posiblemente a la mayor riqueza de especies de plantas.

De acuerdo con los modelos de ecuaciones estructurales generados, el porcentaje de colonización micorrízica arbuscular, la densidad de esporas y la riqueza de especies de HMA se encuentran influenciadas por las variables edáficas examinadas, en cierto grado, pero existe otro porcentaje de variación que no fue explicado por los modelos. Este porcentaje de variación puede estar asociado con factores tales como la riqueza de especies vegetales en los manglares y la identidad y fenología de los hospederos.

Aún cuando la relación de los HMA con las variables edáficas sea más compleja en las unidades tierra adentro, en las tres unidades ésta refleja la influencia del contenido de humedad en el suelo, sobre las demás variables. La hidrodinámica y permanencia del agua en los ecosistemas de manglar son factores que influyen a muchas de las variables edáficas y también a los HMA, por lo que deben tomarse en cuenta en futuros estudios de la asociación micorrízica arbuscular en los manglares.

PERSPECTIVAS DEL ESTUDIO

Un muestreo más completo de las variables edáficas en los sitios de manglar estudiados, al inicio y al final de la temporada de lluvias y de la temporada de sequía ayudaría a esclarecer si las variables se modifican de manera significativa entre temporadas o si, dado que los manglares son ecosistemas con una hidrología muy dinámica, se mantienen en un rango relativamente constante sin importar la temporalidad.

Las especies de HMA que se podrían ocupar para reintroducir plántulas de manglar inoculadas con fines de reforestación, y que son las más abundantes en el presente y otros estudios de manglar son *Claroideoglobus etunicatum* y *Funneliformis geosporus*. Estas especies parecen ser tolerantes al amplio rango de condiciones ambientales de los ecosistemas de manglar. Otra posibilidad es tomar y propagar el inóculo local de HMA del sitio en el que se pretenda introducir individuos de mangle micorrizados para mantener el consorcio de hongos adaptados a las condiciones del medio de interés.

Se requiere llevar a cabo más estudios en campo y en condiciones de laboratorio para elucidar el papel que juegan los HMA en los ecosistemas de manglar. Para ello, interrogantes como qué tan dependientes son los mangles de la asociación y cuáles son los principales beneficios que obtienen de la misma, son de gran relevancia.

Los modelos generados en el presente estudio mostraron que existen otros factores, además de los edáficos que se fueron analizados, que controlan la dinámica de los HMA en los ecosistemas de manglar de la laguna costera “La Carbonera”, aspectos como la relación de los micobientes con la riqueza, identidad y fenología de los hospederos, requieren ser estudiados.

ANEXOS

Cuadro A.1. Rangos de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables edáficas en cada temporada de muestreo, entre unidades de colecta

Variable	Temporada	A vs B				B vs C				A vs C			
		A		B		B		C		A		C	
		r.p.	s.r.	r.p.	s.r.	r.p.	s.r.	r.p.	s.r.	r.p.	s.r.	r.p.	s.r.
Humedad	Lluvias	30.5	610.0	10.5	210.0	30.2	604.5	10.8	215.5	30.5	610.0	10.5	210.0
	Sequía	30.5	610.0	10.5	210.0	29.6	591.0	11.5	229.0	30.5	610.0	10.5	210.0
pH	Lluvias	13.4	267.0	27.7	553.0	21.4	428.5	19.6	391.5	15.3	306.5	25.7	513.5
	Sequía	11.7	234.5	29.3	585.5	29.6	591.0	11.5	229.0	23.9	477.5	17.1	342.5
PR	Lluvias	10.5	210.0	30.5	610.0	18.8	376.5	22.2	443.5	10.5	210.0	30.5	610.0
	Sequía	13.0	260.0	28.0	560.0	11.7	234.0	29.3	586.0	10.5	210.0	30.5	610.0
CE	Lluvias	11.5	230.0	29.5	590.0	29.8	596.0	11.2	224.0	25.8	516.5	15.2	303.5
	Sequía	29.5	590.0	11.5	230.0	16.1	322.5	24.9	497.5	29.7	594.0	11.3	226.0
Salinidad	Lluvias	11.5	230.0	29.5	590.0	29.8	596.0	11.2	224.0	25.8	516.5	15.2	303.5
	Sequía	29.5	590.0	11.5	230.0	16.1	322.5	24.9	497.5	29.7	594.0	11.3	226.0
DR	Lluvias	11.3	226.5	29.7	593.5	20.0	400.5	21.0	419.5	11.4	228.5	29.6	591.5
	Sequía	13.0	260.5	28.0	559.5	17.1	341.0	24.0	479.0	10.9	218.5	30.1	601.5
K	Lluvias	28.4	568.0	12.6	252.0	29.6	592.5	11.4	227.5	30.5	610.0	10.5	210.0
	Sequía	28.7	573.0	12.4	247.0	29.4	587.5	11.6	232.5	30.5	610.0	10.5	210.0
P	Lluvias	28.9	578.0	12.1	242.0	20.4	407.0	20.7	413.0	28.7	573.0	12.4	247.0
	Sequía	21.7	434.0	19.3	386.0	25.9	518.0	15.1	302.0	26.4	528.0	14.6	292.0
NH4	Lluvias	27.1	542.0	13.9	278.0	26.4	527.0	14.7	293.0	29.9	597.0	11.2	223.0
	Sequía	29.7	593.5	11.3	226.5	29.3	585.0	11.8	235.0	30.5	610.0	10.5	210.0
NO3	Lluvias	19.1	381.5	21.9	438.5	22.0	440.5	19.0	379.5	19.8	395.5	21.2	424.5
	Sequía	17.8	356.0	23.2	464.0	19.5	390.0	21.5	430.0	16.8	336.5	24.2	483.5
N	Lluvias	30.5	610.0	10.5	210.0	24.2	483.5	16.8	336.5	30.5	610.0	10.5	210.0
	Sequía	30.5	610.0	10.5	210.0	26.4	527.0	14.7	293.0	30.5	610.0	10.5	210.0
MO	Lluvias	30.5	610.0	10.5	210.0	24.1	482.0	16.9	338.0	30.5	610.0	10.5	210.0
	Sequía	30.5	610.0	10.5	210.0	25.4	507.0	15.7	313.0	30.5	610.0	10.5	210.0
Arena	Lluvias	10.5	210.5	30.5	609.5	17.3	345.0	23.8	475.0	10.5	210.0	30.5	610.0
	Sequía	10.9	218.5	30.1	601.5	16.4	327.5	24.6	492.5	10.6	212.5	30.4	607.5
Limo	Lluvias	30.5	609.5	10.5	210.5	25.9	517.0	15.2	303.0	30.5	610.0	10.5	210.0
	Sequía	30.1	602.0	10.9	218.0	26.1	522.0	14.9	298.0	30.5	609.5	10.5	210.5

Tamaño de muestra = 20; Var. = Variable; r.p. = rango promedio; s.r. = suma de rangos; A = Isla de *A. germinans*; B = *A. germinans* tierra adentro; C = *C. erectus* tierra adentro; Humedad = contenido de humedad; PR = potencial redox; CE = conductividad eléctrica; DR = densidad real de las partículas; MO = contenido de materia orgánica; Arena = contenido de arena; Limo = contenido de limo.

Cuadro A.2. Rangos de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables edáficas en cada sitio, entre la temporada de lluvias y la de sequía.

Var	Unidad	Lluvias		Sequía		Var	Unidad	Lluvias		Sequía	
		Rango promedio	Suma de rangos	Rango promedio	Suma de rangos			Rango promedio	Suma de rangos	Rango promedio	Suma de rangos
Humedad	Isla de A. germinans	18.6	372.5	22.4	447.5	P	Isla de A. germinans	27.3	546.0	13.7	274.0
	A. germinans tierra adentro	20.0	400.0	21.0	420.0		A. germinans tierra adentro	24.3	486.0	16.7	334.0
	C. erectus tierra adentro	14.6	292.0	26.4	528.0		C. erectus tierra adentro	27.1	542.0	13.9	278.0
pH	Isla de A. germinans	11.0	220.0	30	600.0	NH4	Isla de A. germinans	28.7	573.0	12.4	247.0
	A. germinans tierra adentro	11.6	231.0	29.5	589.0		A. germinans tierra adentro	30.5	609.0	10.6	211.0
	C. erectus tierra adentro	20.8	416.0	20.2	404.0		C. erectus tierra adentro	30.5	610.0	10.5	210.0
PR	Isla de A. germinans	10.5	210.0	30.5	610.0	NO3	Isla de A. germinans	24.6	492.0	16.4	328.0
	A. germinans tierra adentro	17.3	346.0	23.7	474.0		A. germinans tierra adentro	21.0	419.0	20.1	401.0
	C. erectus tierra adentro	10.8	216.0	30.2	604.0		C. erectus tierra adentro	18.6	372.0	22.4	448.0
CE	Isla de A. germinans	10.5	210.0	30.5	610.0	N	Isla de A. germinans	29.0	579.0	12.1	241.0
	A. germinans tierra adentro	19.4	388.0	21.6	432.0		A. germinans tierra adentro	12.5	250.0	28.5	570.0
	C. erectus tierra adentro	12.0	239.0	29.1	581.0		C. erectus tierra adentro	14.8	295.0	26.3	525.0
Salinidad	Isla de A. germinans	10.5	210.0	30.5	610.0	MO	Isla de A. germinans	25.3	505.0	15.8	315.0
	A. germinans tierra adentro	19.4	388.0	21.6	432.0		A. germinans tierra adentro	27.7	553.0	13.4	267.0
	C. erectus tierra adentro	12.0	239.0	29.1	581.0		C. erectus tierra adentro	25.4	507.0	15.7	313.0
DR	Isla de A. germinans	25.9	518.5	15.1	301.5	Arena	Isla de A. germinans	23.1	462.5	17.9	357.5
	A. germinans tierra adentro	21.4	428.0	19.6	392.0		A. germinans tierra adentro	16.0	319.5	25.0	500.5
	C. erectus tierra adentro	17.6	351.5	23.4	468.5		C. erectus tierra adentro	15.3	305.0	25.8	515.0
K	Isla de A. germinans	26.3	525.0	14.8	295.0	Limo	Isla de A. germinans	16.8	336.0	24.2	484.0
	A. germinans tierra adentro	23.6	471.0	17.5	349.0		A. germinans tierra adentro	24.5	490.0	16.5	330.0
	C. erectus tierra adentro	21.3	425.0	19.8	395.0		C. erectus tierra adentro	23.6	471.0	17.5	349.0

Tamaño de muestra = 20; Var. = Variable. Humedad = contenido de humedad; PR = potencial redox; CE = conductividad eléctrica; DR = densidad real de las partículas; MO = contenido de materia orgánica; Arena = contenido de arena; Limo = contenido de limo.

Cuadro A.3. Rangos de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables de colonización y densidad de esporas de HMA en cada temporada de muestreo, entre unidades de colecta.

Variable	Temporada	A vs B				B vs C				A vs C			
		A		B		B		C		A		C	
		r.p.	s.r.	r.p.	s.r.	r.p.	s.r.	r.p.	s.r.	r.p.	s.r.	r.p.	s.r.
ColT	Lluvias	18.8	375.0	22.3	445.0	11.4	228.5	29.6	591.5	10.6	212.0	30.4	608.0
	Sequía	17.1	342.0	23.9	478.0	12.5	249.0	28.6	571.0	11.3	226.0	29.7	594.0
ColH	Lluvias	18.4	367.5	22.6	452.5	11.9	237.0	29.2	583.0	11.1	221.0	30.0	599.0
	Sequía	17.1	342.0	23.9	478.0	12.4	248.0	28.6	572.0	11.3	226.0	29.7	594.0
ColV	Lluvias	20.0	399.0	21.1	421.0	12.4	247.0	28.7	573.0	11.6	231.0	29.5	589.0
	Sequía	18.5	370.0	22.5	450.0	13.5	270.5	27.5	549.5	12.5	250.0	28.5	570.0
ColE	Lluvias	18.9	377.0	22.2	443.0	11.5	230.5	29.5	589.5	11.1	222.0	29.9	598.0
	Sequía	19.3	386.0	21.7	434.0	13.0	259.0	28.1	561.0	11.7	233.5	29.3	586.5
ColA	Lluvias	20.5	410.0	20.5	410.0	19.5	390.0	21.5	430.0	19.5	390.0	21.5	430.0
	Sequía	20.5	410.0	20.5	410.0	20.5	410.0	20.5	410.0	20.5	410.0	20.5	410.0
ColO	Lluvias	19.5	390.0	21.5	430.0	18.2	363.5	22.9	456.5	17.0	340.0	24.0	480.0
	Sequía	20.0	400.0	21.0	420.0	17.7	353.5	23.3	466.5	17.0	340.0	24.0	480.0
DEv	Lluvias	21.0	419.0	20.1	401.0	14.7	294.5	26.3	525.5	15.0	299.0	26.1	521.0
	Sequía	19.1	382.0	21.9	438.0	15.0	299.0	26.1	521.0	14.5	289.5	26.5	530.5
DEt	Lluvias	14.8	295.5	26.3	525.0	12.5	249.0	28.6	571.0	10.8	216.0	30.2	604.0
	Sequía	13.8	276.0	27.2	544.0	12.3	246.0	28.7	574.0	10.6	211.0	30.5	609.0

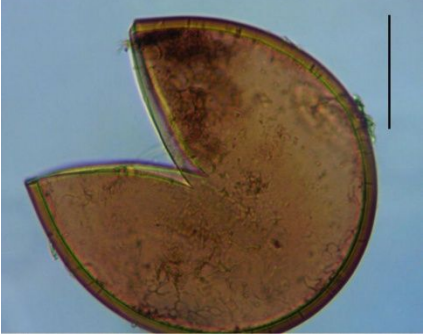


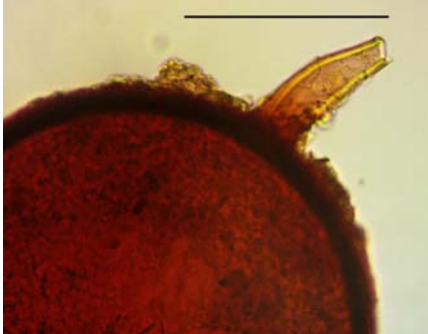
Tamaño de muestra = 20; r.p. = rango promedio; s.r. = suma de rangos; A = Isla de *A. germinans*; B = *A. germinans* tierra adentro; C = *C. erectus* tierra adentro; ColT = % de colonización total, ColH = % de colonización por hifas, ColV = % de colonización por vesículas, ColE = % de colonización por esporas, ColA = % de colonización por arbusculos, ColO = % de colonización por ovillos (enrollamientos), DEv = densidad de esporas potencialmente viables, DEt = densidad de esporas totales.


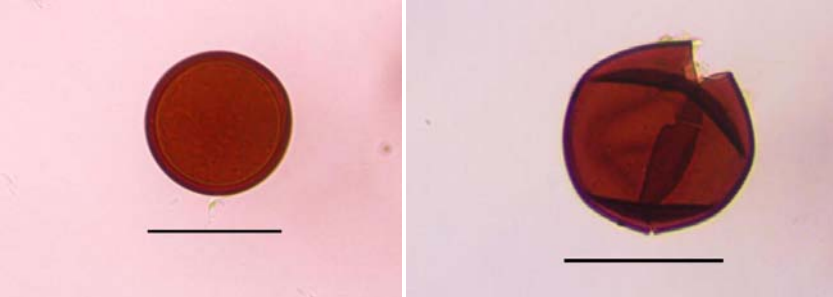
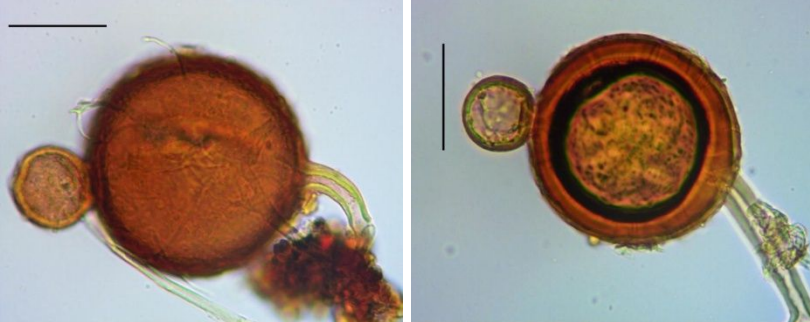
Cuadro A.4. Rangos de la prueba U de Mann-Whitney. Comparación de las variables de colonización y densidad de esporas de HMA en cada sitio, entre la temporada de lluvias y la de sequía.


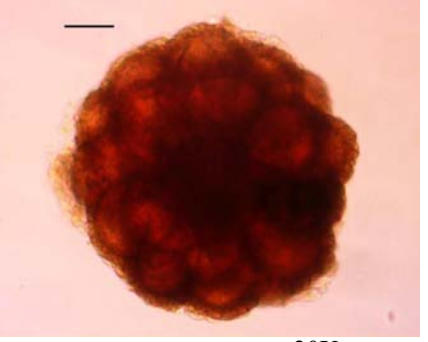
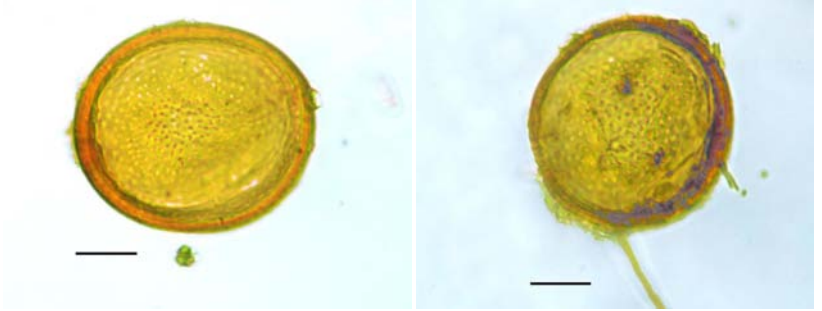
Variable	Unidad	Lluvias		Sequía	
		Rango promedio	Suma de rangos	Rango promedio	Suma de rangos
ColT	Isla de A. germinans	20.175	403.5	20.825	416.5
	A. germinans tierra adentro	18.625	372.5	22.375	447.5
	C. erectus tierra adentro	-	-	-	-
ColH	Isla de A. germinans	19.45	389.0	21.55	431.0
	A. germinans tierra adentro	18.375	367.5	22.6	452.0
	C. erectus tierra adentro	-	-	-	-
ColV	Isla de A. germinans	21	420.0	20	400.0
	A. germinans tierra adentro	19.45	389.0	21.55	431.0
	C. erectus tierra adentro	21.3	426.0	19.7	394.0
ColE	Isla de A. germinans	20.5	410.0	20.5	410.0
	A. germinans tierra adentro	20.65	413.0	20.35	407.0
	C. erectus tierra adentro	-	-	-	-
ColA	Isla de A. germinans	20.5	410.0	20.5	410.0
	A. germinans tierra adentro	20.5	410.0	20.5	410.0
	C. erectus tierra adentro	21.5	430.0	19.5	390.0
ColO	Isla de A. germinans	20.5	410.0	20.5	410.0
	A. germinans tierra adentro	21	420.0	20	400
	C. erectus tierra adentro	20.625	412.5	20.375	407.5
DEv	Isla de A. germinans	21.8	436.0	19.2	384.0
	A. germinans tierra adentro	19.75	395.0	21.25	425.0
	C. erectus tierra adentro	19.625	392.5	21.375	427.5
DEt	Isla de A. germinans	23.45	469.0	17.55	351.0
	A. germinans tierra adentro	22.525	450.5	18.475	369.5
	C. erectus tierra adentro	19.6	392.0	21.4	428.0


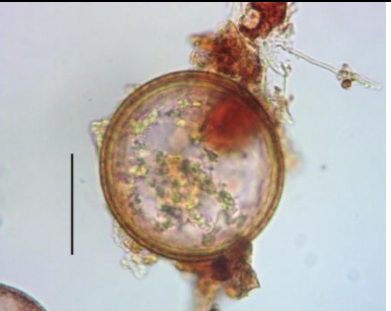
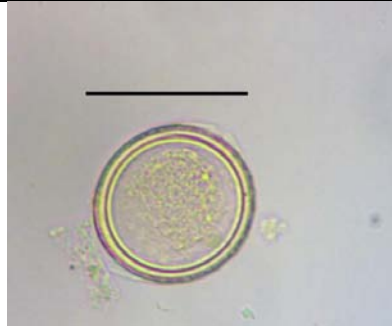


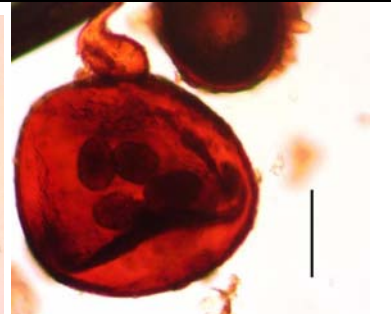
Tamaño de muestra = 20; ColT = % de colonización total, ColH = % de colonización por hifas, ColV = % de colonización por vesículas, ColE = % de colonización por esporas, ColA = % de colonización por arbusculos, ColO = % de colonización por ovillos (enrollamientos), DEv = densidad de esporas potencialmente viables, DEt = densidad de esporas totales. Los guiones indican que la comparación de las temporadas en esa unidad fue llevada a cabo con un análisis de varianza de una vía (resultados en el cuadro II.5.5).

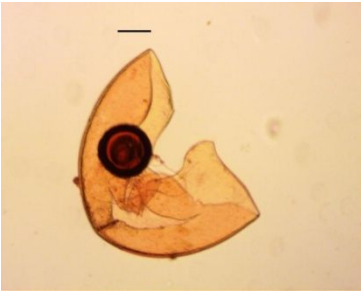
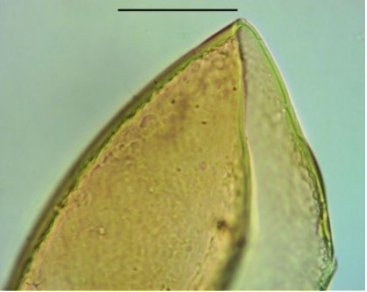
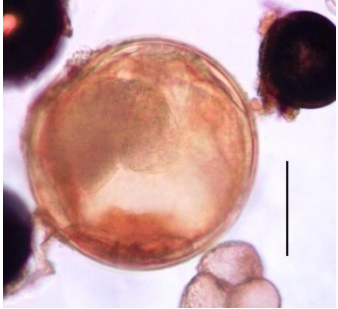
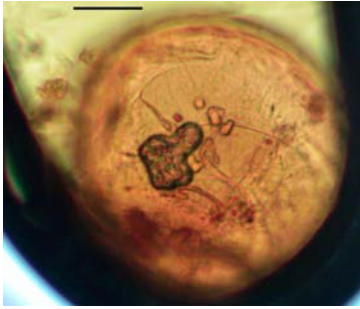

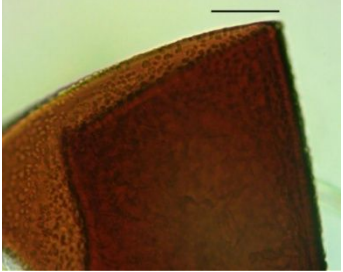
Cuadro A.5. Fotografías de las especies de HMA registradas en la rizósfera de *A. germinans* y *C. erectus*. La escala en las imágenes equivale a 50 µm. Muestras resguardadas en el herbario del Centro de investigación científica biológica de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

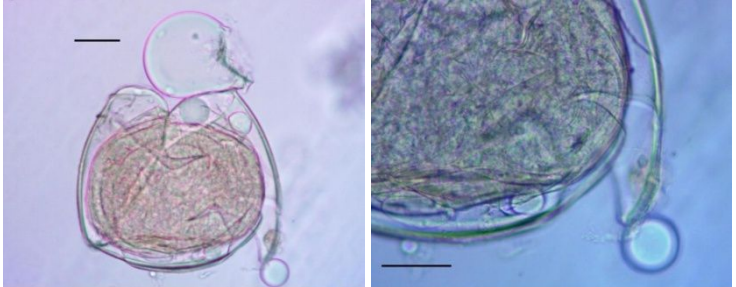
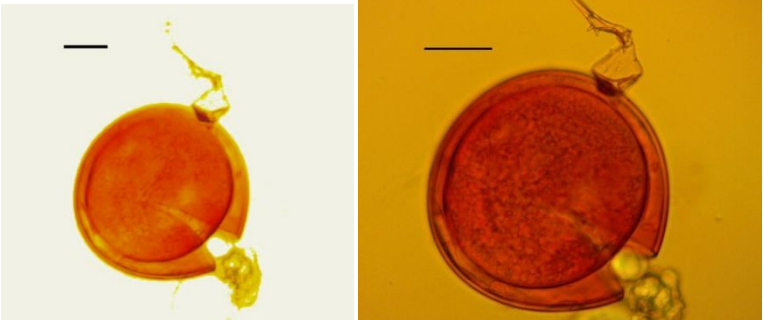

Especie	Fotografía	
<p><i>Claroideoglopus etunicatum</i> (W.N. Becker & Gerd.) C. Walker & Schüßler</p>	 <p>20X</p>	 <p>20X</p>
<p><i>Funneliformis gerosporus</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & Schüßler</p>	 <p>20X</p>	 <p>40X</p>

<p><i>Funneliformis</i> aff. <i>mosseae</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & Schüßler</p>	 <p>40X 40X</p>
<p><i>Septoglomus constrictum</i> (Trappe) Sieverd., G. A. Silva & Oehl.</p>	 <p>40X 40X</p>
<p><i>Glomus hyderabadensis</i> Swarapu, Kunwar, Prasad & Manohar</p>	 <p>40X 40X</p>

<p><i>Sclerosystis rubiformis</i> Gerd. & Trappe</p>	 <p>20X</p>
<p><i>Sclerosystis sinuosa</i> Gerd. & B.K. Baksh</p>	 <p>20X</p>
<p><i>Acaulospora kentinensis</i> (C.G. Wu & Y.S. Liu) Kaonongbua, J.B. Morton & Bever</p>	 <p>40X 40X</p>

<p><i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe</p>	 <p>40X</p>	 <p>40X</p>
<p><i>Diversispora</i> aff. <i>spurca</i> (C.M. Pfeiff., C. Walker & Bloss) C. Walker & A. Schüßler</p>	 <p>40X</p>	 <p>40X</p>
<p><i>Gigaspora candida</i> Bhattacharjee, Mukerji, J.P. Tewari & Skoropad</p>	 <p>20X</p>	 <p>20X</p>

<p><i>Gigaspora</i> sp.</p>	 <p>10X</p>	 <p>40X</p>
<p><i>Racocetra</i> aff. <i>fulgida</i> (Koske & C. Walker) Oehl, F.A. Souza & Sieverd.</p>	 <p>10X</p>	 <p>20X</p>
<p><i>Racocetra</i> aff. <i>gregaria</i> (N.C. Schenck & T.H. Nicolson) Oehl, F.A. Souza & Sieverd.</p>	 <p>20X</p>	 <p>40X</p>

<p><i>Racocetra</i> sp.</p>	 <p>20X 40X</p>
<p><i>Scutellospora</i> sp. 1</p>	 <p>10X 20X</p>
<p><i>Scutellospora</i> sp. 2</p>	 <p>20X</p>

