



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**ANÁLISIS DE LA PRODUCCIÓN DE MICELIO
EXTRARRADICAL Y COLONIZACIÓN INTRARRADICAL
POR HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES EN
UNA SELVA BAJA CADUCIFOLIA EN YUCATÁN, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

KARLA ELVIRA CORTÉS TELLO



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ
Ciudad Universitaria, D.F. 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.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Cortés
Tello
Karla Elvira
56956284
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
307034997

2. Datos del tutor

Dr.
Francisco Javier
Álvarez
Sánchez

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Mayra Elena
Gavito
Pardo

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Irene
Sánchez
Gallen

5. Datos del sinodal 3

Dra.
Silvia
Castillo
Argüero

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Nóe Manuel
Montaño
Arias

7. Datos del trabajo escrito

Análisis de la producción de micelio extrarradical y colonización intrarradical por hongos micorrizógenos arbusculares en una selva baja caducifolia en Yucatán, México.

70 p.
2015.

Si supiera que el mundo se acaba mañana, yo, hoy todavía plantaría un árbol.

Martin Luther King.

La desesperanza está fundada en lo que sabemos, que es nada y la esperanza sobre lo que ignoramos, que es todo.

Maurice Maeterlinck.

Dedicatoria

A mis padres, que son mi todo.

A mis hermanos, que los amo.

A mi país, que me vio nacer y que nunca perderé la esperanza en él.

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma México.

A la Facultad de Ciencias.

A la Dra. Irene Sánchez por el apoyo en los análisis de ordenación.

Al M. en C. Juan Carlos Peña por la realización del mapa del sitio.

A la B. Christiane Pizarro por la información de la vegetación otorgada.

A los sinodales del jurado, integrado por la Dra. Mayra Gavito, la Dra. Irene Sánchez, el Dr. Javier Álvarez Sánchez, la Dra. Silvia Castillo y el Dr. Noé Montaña por las aportaciones a este trabajo.

Al proyecto “Estudio de la diversidad y las interacciones bióticas para la conservación y restauración de la vegetación de la Reserva de la Biosfera Ría Lagartos, Yucatán” el cual fue integrado por la “Red para el estudio de las interacciones bióticas en México”.

Agradecimientos personales

A mis padres, Elvira Tello y Ricardo Cortés, por todo el apoyo que me dieron, son mi todo, mi esperanza, mi fortaleza, mi perseverancia, son todo para mí, agradezco infinitamente su apoyo.

A mis hermanos, Ana Karen y Richi, por su compañía todos estos años, gracias chicos. Karen gracias por ayudarme a separar raíces, no se me olvida.

A Cadaagrossii Galeana, por ser gran parte de mi vida, eres un pilar de este logro, siempre estuviste ahí apoyándome, dándome fuerzas para seguir, siempre conté contigo, en las buenas, en las malas y, por supuesto, en las peores. Comparto este logro contigo ¡LO HICIMOS!

Al Dr. Javier Álvarez, por haberme aceptado en el laboratorio y orientarme en la realización de esta tesis y, por supuesto, por su amistad.

A la Dra. Irene Sánchez, por ser una excelente profesora, consejera, amiga y confidente. Por ti estoy en el laboratorio, gracias.

A la Dra. Guadalupe Barajas por los comentarios aportados a la tesis, orientación estadística y amistad brindada.

A Ana Carla, Juan Carlos, Maira y Sally, por todos los momentos divertidos que compartimos en el laboratorio y apoyo en la tesis.

A todos mis compañeros del laboratorio de ecología del suelo, Diana, Dulce, Manuel, Daniela, Irma, Ixtzul, Sabina, Diego, Felipe, Issac, Eduardo y Miriam.

A Jose Ramos, Luis, Uriel, Diana, Patricia Guadarrama, por la ayuda en campo y hospitalidad en Yucatán.

A todos mis compañeros de generación y en especial a Aketzalli y Tetsuya, compartir materias con ustedes fue lo mejor.

A Jorge, Mariela y Aldo, gracias por seguir juntos, desde la prepa, pasando buenos y no tan buenos ratos y escucharme hablar sobre esta tesis.

A Carla Cruz por el apoyo en la realización de la técnica de extracción del micelio y todos sus consejos, muchas gracias.

A la familia Cortés y la familia Tello.

A las chicas de dinámica por los momentos de risas, son un relajo.

Índice

Resumen	1
1. Introducción	3
1.1. Características de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA)	3
1.1.1. <i>Micelio extrarradical</i>	7
1.1.2. <i>Estructuras dentro de la raíz</i>	9
1.1.3. <i>Germinación de esporas y colonización de raíces</i>	10
1.1.4. <i>Absorción de P y N</i>	13
1.1.5. <i>Factores que afectan la producción de estructuras de HMA</i>	14
1.2 Selva baja caducifolia	17
2. Objetivos.....	20
2.1. Objetivo general.....	20
2.2. Objetivos particulares	20
3. Hipótesis	21
4. Métodos	22
4.1. Zona de estudio	22
4.1.1. <i>Ubicación geográfica</i>	22
4.1.2. <i>Geología</i>	23
4.1.3. <i>Fisiografía</i>	24
4.1.4. <i>Características de los suelos</i>	24
4.1.5. <i>Clima</i>	26
4.1.6. <i>Tipos de vegetación</i>	27
4.2. Muestreo del suelo	29
4.3. Extracción y cuantificación del micelio extrarradical	32

4.4. Tinción y cuantificación del porcentaje de colonización intrarradical	32
4.5. Análisis de datos	33
5. Resultados	34
5.1. Micelio extrarradical.....	34
5.2. Colonización Intrarradical	35
5.3. Correlaciones	36
5.4. Análisis Multivariado	37
6. Discusión.....	39
7. Conclusiones.....	44
Apéndice I.....	45
Extracción de micelio extrarradical	45
Apéndice II	47
Cuantificación de la producción de micelio extrarradical	47
Apéndice III	49
Tinción y cuantificación de la colonización intrarradical.....	49
Apéndice IV.....	52
Imágenes	52
Apéndice V	53
Lista de especies vegetales.....	53
Literatura citada.....	55

Resumen

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) forman la interacción mutualista planta-hongo más amplia en ecosistemas terrestres, en la cual las plantas aportan carbono al hongo a cambio, principalmente, de hacer más eficiente la absorción de P y N para la planta. Estos hongos presentan dos tipos de procesos; la exploración del suelo en busca de nutrientes, a través del micelio extrarradical (ME) y la colonización intrarradical (CI), que corresponde a la colonización de la raíz, a través de las cuales se lleva a cabo la translocación de nutrientes. Cuantificar estos parámetros permite determinar la abundancia y analizar el funcionamiento de los hongos en el ecosistema. El objetivo de este trabajo fue analizar la producción de ME y CI de los HMA en una selva baja caducifolia en dos temporadas del año. El estudio se llevó a cabo en dos sitios de la Reserva de la Biósfera de Ría Lagartos, Yucatán. Se realizaron dos muestreos uno en la temporada de lluvias (octubre 2012) y el otro en temporada de secas (mayo 2013). Para la extracción del ME se usó la técnica de Miller y Jastrow (1998) y para su cuantificación la técnica de Jakobsen (1998). La CI se evaluó con la técnica de Phillips y Hayman (1970) y se cuantificó mediante la técnica de McGonigle et al. (1990). Se realizaron análisis de suelo en la temporada de secas para P disponible (18.06 y 50.32 mg kg⁻¹) y MO (18.94 y 40.78%) para “El Cuyo” y “Río”, respectivamente. Se encontraron diferencias significativas entre sitios para ME y CI, siendo el sitio “El Cuyo” el que presentó mayor presencia de ambos; en cuanto a la temporada sólo hubo diferencias en el ME, siendo secas la que registró los valores más altos. Se observó una correlación negativa del P disponible y MO con ambos tipos de procesos. Se realizó un análisis de ordenación no paramétrico Nonmetric Multidimensional Scaling (NMDS), encontrándose que el sitio “El Cuyo” se agrupa con las variables de colonización

intrarradical, micelio extrarradical y DAP total de las especies vegetales; mientras que el sitio “Río” se agrupa con las variables P disponible y MO. Se concluye que la disponibilidad de nutrientes en el suelo modifica el desarrollo de los HMA, ya sea por las características físico-químicas del suelo o por la estacionalidad.

1. Introducción

1.1. Características de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA)

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) forman la interacción mutualista planta-hongo más común en ambientes terrestres (Smith y Read, 2008). Estos hongos pertenecen al phylum Glomeromycota (Schüßler et al., 2001). Su clasificación está basada principalmente en la morfología, formación, estructura de las esporas y en su material genético. Oehl et al. (2011) reconocen tres clases (Archaeosporomycetes, Glomeromycetes y Paraglomeromycetes), cinco órdenes (Archaeosporales, Diversisporales, Gigasporales, Glomerales y Paraglomerales), 14 familias, 29 géneros y aproximadamente 230 especies.

Los estudios sobre HMA se han enfocado principalmente en la diversidad de especies tomando en cuenta las características de las esporas. En México se han reportado 44 especies de HMA, que corresponden al 24% de las especies conocidas a nivel mundial (Varela y Trejo, 2001). Sin embargo, Montaña et al. (2012) hace referencia a que se tienen registradas 28 especies en sistemas naturales, 21 en agroecosistemas y 46 en ambos sistemas.

Estos hongos tienen una amplia distribución ya que se encuentran en casi todos los hábitats terrestres, cómo en la selva alta perenifolia (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Jasso-Flores, 2010; Serrano-Ysunza, 2012; Hernández-Oro, 2013), matorral xerófilo (Camargo-Ricarde y Esperón-Rodríguez, 2005), dunas costeras (Corkidi y Rincón, 1997), selva baja (Guadarrama et al., 2007, 2014; Ramos-Zapata et al., 2011; Cruz-Paredes, 2013). Son capaces de asociarse con angiospermas, gimnospermas, pteridofitas y briofitas (Brundrett, 2009).

La micorriza arbuscular se observa en las raíces de las plantas y es obligada por parte del hongo ya que la única fuente de carbono (C) del hongo son los fotosintatos simples de las raíces de las plantas. Es por lo regular facultativa por parte de la planta, a la que el hongo transloca nutrientes del suelo principalmente fósforo (P) y en menor cantidad nitrógeno (N), constituyéndose en una asociación mutualista. El hongo no puede completar su ciclo de vida sin formar simbiosis con la planta y es por ello que es tan difícil cultivarlos *in vitro* (Entry et al., 2002; Smith y Read, 2008; Smith y Smith, 2011).

Al incrementar la absorción de nutrientes en la planta, los HMA también protegen a las plantas ante los patógenos, ya que las plantas se encuentran nutridas y más saludables (Jeffries y Barea, 2001).

Estos hongos no se asocian de manera específica a una planta, sin embargo, sus efectos sobre las plantas pueden variar dependiendo de las especies de hongos y plantas involucradas. Es por ello que la composición de especies de hongos puede ser muy importante en un sitio en particular (Clark et al., 1999; Smith y Read, 2008). Por otro lado, la falta de especificidad entre los simbiosiontes permite que una sola raíz puede ser colonizada por varias especies de hongos y viceversa (Öpik et al., 2006).

La presencia de HMA en el suelo puede cambiar el balance competitivo entre las especies de plantas micorrízicas obligadas y facultativas o no dependientes de micorrizas, y consecuentemente, en la composición de especies y la productividad del ecosistema (Entry et al., 2002).

Los HMA también promueven la coexistencia entre las especies de plantas dentro de una comunidad, ya que disminuyen la competencia entre las especies al facilitar el flujo

de nutrientes que se encuentran en el suelo. Además contribuyen al mantenimiento de la diversidad de las plantas y la funcionalidad del ecosistema (Hart et al., 2003; van der Heijden et al., 1998).

Walder et al. (2012) demostraron que los HMA forman conexiones micorrizógenas entre diferentes plantas de una misma comunidad, lo que favorece la distribución de nutrientes entre las plantas y su crecimiento. Además, mencionan que, dependiendo de la especie de HMA y la asociación con una determinada planta, pueden facilitar o no el crecimiento de la planta.

Por otro lado, la colonización por HMA disminuye los exudados de las raíces tales como aminoácidos y azúcares (Graham, 1998). De esta manera existe una selección de los organismos que pueden favorecer a las plantas, como las bacterias solubilizadoras de fosfato, las fijadoras de nitrógeno y las hidrolizadoras de urea (Barea et al., 1975).

Los HMA realizan el intercambio de nutrientes principalmente a través de dos fases: una se desarrolla fuera de las raíces en busca de nutrientes, a través de la producción de micelio extrarradical (ME); la otra se lleva a cabo dentro de las raíces de las plantas a través de estructuras especializadas, lo que se conoce como la colonización intrarradical (CI) (Smith y Read, 2008; Figura 1).

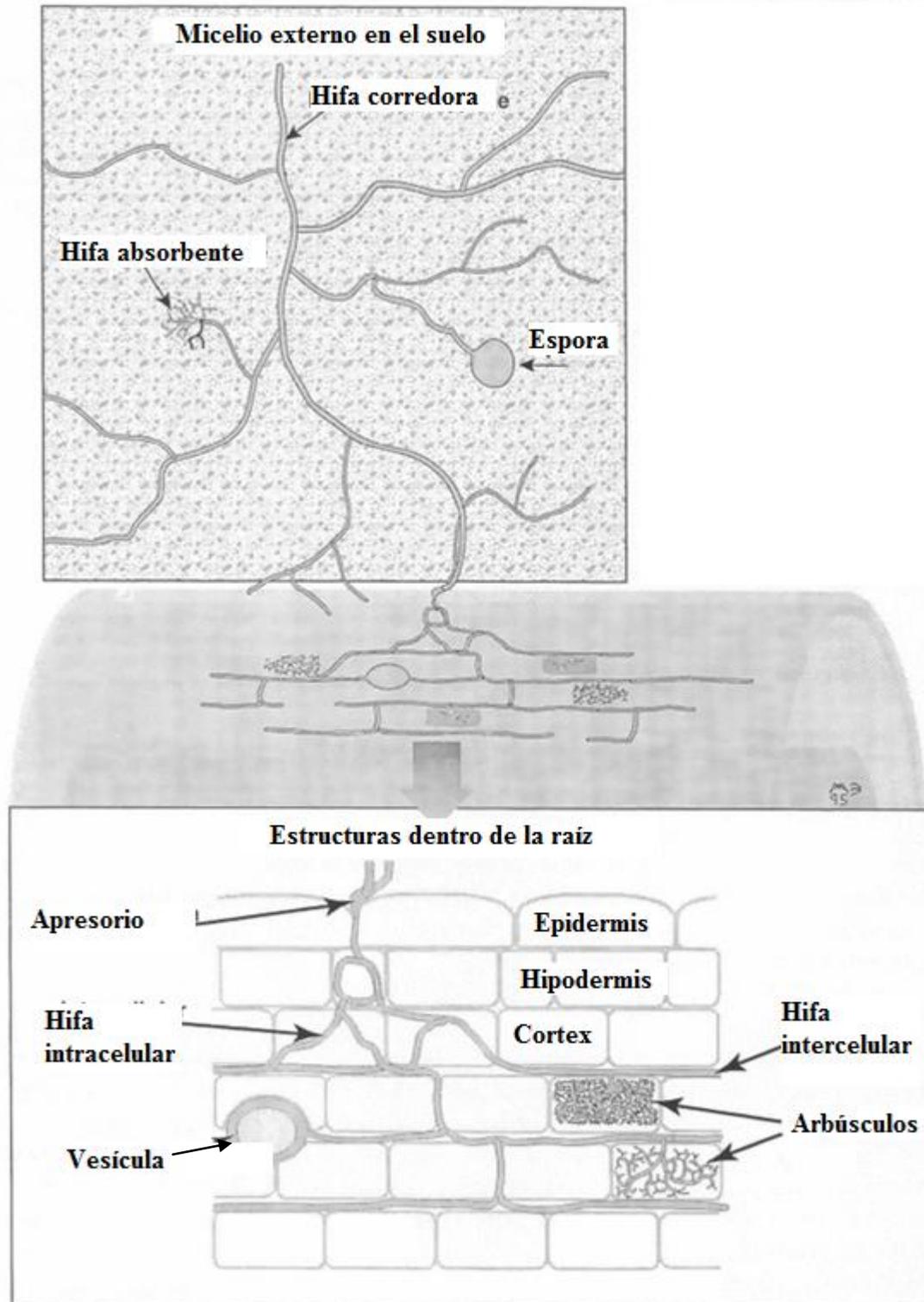


Figura 1. Estructuras de los HMA dentro de las células del córtex de la raíz, vista en un corte longitudinal. Modificado de Brundrett y Abbott (2002).

1.1.1. Micelio extrarradical

El micelio extrarradical (ME) desempeña un papel muy importante en la búsqueda de los nutrientes que se encuentran en el suelo y su transporte a través de corrientes citoplasmáticas hacia las estructuras colonizando las raíces de su hospedero. Al encontrarse en el suelo, el ME se enfrenta a condiciones ambientales muy variadas tales como cambios en el tipo de suelo, el pH, la disponibilidad de nutrientes y la humedad (Smith y Smith, 2011).

El diámetro del ME varía entre 2 y 27 μm , diámetro similar al de los pelos radicales, pero tiene una mayor longitud que estos últimos puesto que se ha observado que puede alejarse de las raíces hasta 9 cm (Smith y Read, 2008), aunque Jansa et al. (2003) reporta que el ME de *Glomus intraradices* asociado con maíz (*Zea mays*) sólo alcanza una distancia de 20 cm en busca de fósforo. También se ha demostrado que un sólo hongo puede clonarse hasta 10 m entre las raíces de *Hieraceu polisella* en un sistema de dunas sin disturbio (Rosendahl y Stukenbrock, 2004).

Se caracteriza por tener una hifa principal que se conoce como “runner hyphae” o hifa exploradora, que está encargada de explorar el suelo en busca de nutrientes y se bifurca para dar lugar a un sistema de ramificaciones finas (Smith y Read, 2008). La hifa principal forma bucles externos a lo largo de la superficie de la raíz, ramificándose en un ángulo de 45°, que da lugar a la colonización secundaria con ramificaciones de segundo y tercer orden (Figura 2). En algunas partes se forman hifas más delgadas que la principal y también ramificaciones finas y profusas que son las estructuras encargadas de explorar los

microporos y absorber los nutrientes y agua del suelo; se les conoce como BAS (branched absorbing structures) por sus siglas en inglés (Bagon et al., 1998a, b; Smith y Read, 2008).

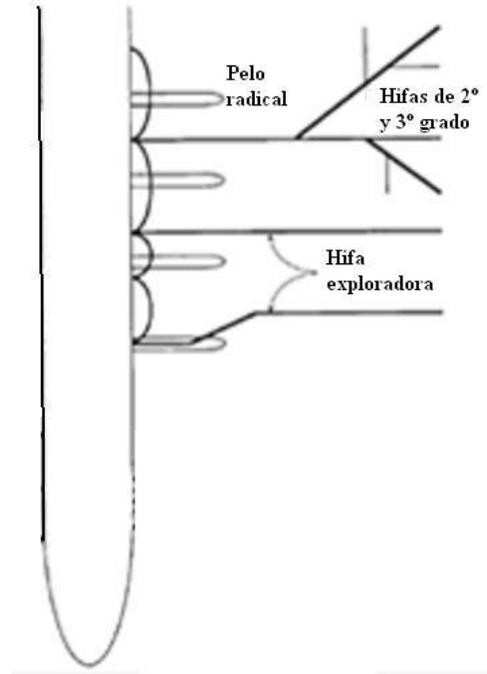


Figura 2. Diagrama de algunas estructuras del micelio extrarradical que muestra su forma de crecimiento afuera de la raíz. Modificado de Smith y Read (2008).

Además de explorar el suelo en busca de nutrientes, el micelio extrarradical también protege a las plantas del estrés hídrico, ya que puede llevar al agua que se encuentra en los microporos del suelo (Auge, 2001), gracias a su pequeño diámetro; el micelio también representa una fuente importante de C en el suelo, Zhu y Miller (2003) reportan que puede ser de 50 a 900 kg ha⁻¹; por ello, el ME es un componente importante en la biomasa microbiana del suelo (Rillig et al., 1999).

Por otro lado, las hifas producen una proteína llamada glomalina, que mantiene unidas las partículas minerales y orgánicas constituyen a los agregados, lo que le da

estabilidad al suelo (Wright y Upadhyaya, 1998). Además los HMA reducen la pérdida de nutrientes en el ambiente (van der Haijden, 2010; Asghari y Cavagnaro, 2011).

1.1.2. Estructuras dentro de la raíz

El micelio interno crece en el apoplasto de la raíz, donde se crea un compartimento que se forma por la unión de la membrana de ambos simbiontes y que contiene material de la planta y del hongo, sin que se mezclen los citoplasmas de los simbiontes (Bonfante y Perotto, 1995). Las condiciones en el interior de este compartimento probablemente son constantes, pero el pH y la concentración de soluto pueden ser diferentes dependiendo de la actividad de los simbiontes (Smith y Smith, 2012).

A diferencia del ME, las estructuras que se encuentran dentro de las raíces crecen en un ambiente controlado por la homeostasis de la planta (Smith y Smith, 2011). Las características de las estructuras intrarradicales (Figura 1) son las siguientes:

a) Los arbusculos. Son ramificaciones sucesivas de las hifas dentro de las células vegetales que permiten que se establezca un contacto íntimo entre la membrana plasmática de los dos simbiontes; es importante destacar que el hongo nunca está en contacto con el citoplasma de la célula vegetal, se encuentran separados por un compartimento apoplástico que tiene un pH ácido y que contiene material modificado de la pared de la planta (Smith y Smith, 1990; Balestrini y Bonfante, 2005). La membrana de la planta se modifica en el momento de la formación de arbusculos (Bonfante y Perotto, 1995). En estas estructuras el hongo transfiere los nutrientes a la planta y recibe los carbohidratos en forma de azúcares simples que ésta produce por fotosíntesis (Smith y Read, 2008). Los arbusculos se degradan después de 4 a 10 días (Sanders et al., 1977); posteriormente la célula de la planta recupera

su morfología original, no obstante es capaz de permitir otra formación de arbusculos (Jacquelinet-Jeanmoungin et al., 1987).

b) Los ovillos. Son enrollamientos de las hifas a los cuales se les ha adjudicado también un papel importante en el intercambio de nutrimentos; son característicos de la micorriza con colonización tipo *Paris* (Smith y Smith, 1997).

c) Las vesículas. Son hifas hinchadas que presentan una gran cantidad de lípidos, pueden ser intra o intercelulares; no todas las especies las forman como *Scutellospora calospora*, sin embargo son comunes en los géneros *Glomus*, *Sclerosystis*, *Acaulospora*, y *Entrophospora* (Brundrett et al., 1996; Smith y Read, 2008).

d) Las esporas. Son estructuras de resistencia y propagación de los HMA, las cuales se dispersan a través del viento y el agua (Smith y Read, 2008). Son estructuras muy grandes que miden entre 50 y 300 micras de diámetro (Brundrett et al., 1996) y con abundantes compuestos de carbono (glicógeno y lípidos) (Bonfante et al., 1994). Tienen paredes resistentes que contienen quitina y en algunos casos β (1-3) glucano. Cada espora contiene una gran cantidad de núcleos, hasta 35,000 dependiendo de la especie (Hosny et al., 1998). Pueden encontrarse en el suelo o dentro de las raíces de las plantas, como es el caso de *Glomus intraradices* (Smith y Read, 2008).

1.1.3. Germinación de esporas y colonización de raíces

La colonización de las raíces por HMA puede ser de tres diferentes maneras dependiendo del inóculo que se encuentre en el suelo. Puede ser germinación de esporas, por crecimiento

de hifas a partir de fragmentos de raíz infectada por hongos y por hifas en el suelo (Smith y Read, 2008).

Dado que las esporas requieren de condiciones ambientales adecuadas para germinar, la colonización a través de fragmentos de raíz infectada o de hifas en el suelo es más rápida (Smith y Read, 2008); no obstante, se ha observado que existen géneros de hongos que colonizan por los tres tipos de inóculo (espora, raíz e hifa; Klironomos y Hart, 2002).

La germinación de esporas de los HMA no requiere de la raíz de la planta, pero la presencia de la raíz y sus exudados, estimulan el crecimiento y la ramificación del micelio (Smith y Read, 2008). Una vez que germina la espora, la hifa que emerge de ella se dirige hacia la raíz más cercana, por atracción química, y penetra en la está última a través de hifas colonizadoras y apresorios. La hifa penetra en la raíz extendiéndose de forma radial por la epidermis y exodermis, desarrollándose las hifas inter e intracelulares (Figura 1).

Una vez que las hifas llegan al córtex comienzan a formarse las demás estructuras de la colonización, como los arbúsculos, vesículas, ovillos y esporas; una vez que se llevó a cabo la colonización intrarradical se inicia la producción de micelio extrarradical. Así se completa el ciclo de vida de los HMA, ya que esto les permite crecer a través del suelo e iniciar colonización en nuevas raíces aledañas (Bonfante y Perotto, 1995).

Se conocen dos tipos de colonización. La tipo *Arum* se presenta comúnmente en especies de crecimiento rápido, como las plantas cultivadas y las pioneras; en estos casos el hongo coloniza rápidamente la corteza de la raíz por medio de hifas intercelulares que se extienden y penetran a las paredes de la célula cortical. Las hifas se ramifican

dicotómicamente en el lumen de la célula vegetal para formar los arbusculos. Además se pueden presentar ovillos, pero en las capas exodérmicas de la raíz y no son estructuras comunes (Smith y Smith, 1997; Dickson, 2004).

La colonización tipo *Paris* presenta un desarrollo extensivo de ovillos que se extienden directamente de célula a célula de la corteza de la raíz. Los arbusculos crecen a partir de los ovillos y el crecimiento intercelular es lento; en este tipo de colonización la velocidad de desarrollo es más lenta que la tipo *Arum* (Smith y Smith, 1997; Smith y Read, 2008). Este tipo de colonización carece de hifas intercelulares, presenta agregados simples de hifas intracelulares y la interfase intracelular debe realizar todas las funciones de transferencia entre los simbiontes (Dickson, 2004).

Estudios previos señalan que la disponibilidad de agua afecta la colonización de las raíces así como la abundancia de esporas de los HMA. Núñez-Castillo y Álvarez-Sánchez (2003) realizaron un estudio en la selva húmeda de Los Tuxtlas y encontraron que existían diferencias entre temporadas por la colonización intrarradical por arbusculos e hifas en la palma *Astrocaryum mexicanum* donde la colonización fue mayor en lluvias, cuando las esporas formadas en la época de secas germinan y se coloniza nuevas raíces (Gavito y Varela, 1993; Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999).

En cuanto a la abundancia de esporas, estudios realizados en selvas húmedas (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Hernández-Oro, 2014) reportaron un número de esporas más alto en temporada de secas que en lluvias. Por otro lado, Camargo-Ricalde y Esperón-Rodríguez (2005) realizaron un estudio en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán con

clima semiárido donde hubo un mayor número de esporas en la temporada de lluvias que en la temporada de secas.

1.1.4. Absorción de P y N

El P es un nutriente esencial para todos los organismos, incluyendo a las plantas y a los hongos, pero es difícil obtenerlo del suelo (Schachtman et al., 1998; Smith y Smith, 2011). La forma química dominante en que es absorbido es el ortofosfato (H_2PO_4). En suelos con pH básico el fósforo reacciona fuertemente con el Ca, mientras que en suelos con pH ácido este elemento reacciona con el Fe y el Al (Tinker y Nye, 2000), al hacerlo deja de ser disponible para las plantas u hongos y por ende se favorece el desarrollo de los hongos en busca de este nutriente (Balota et al., 2014). Además, el P disponible para las plantas se encuentra en menor cantidad que el P total ($<10 \mu\text{M}$); esta cantidad es 100 veces menos que la de la concentración celular (Tinker y Nye, 2000). El ortofosfato se libera a partir de la mineralización de la materia orgánica proceso que es realizado por los microorganismos del suelo (Schachtman et al., 1998).

Por lo anterior, las plantas presentan diversos mecanismos que incrementan la absorción de P del suelo antes de que deje de ser disponible, como son el rápido crecimiento de las raíces, los pelos radicales y asociación con los HMA (Lambers et al., 2008). Esta última es el mecanismo más común en las plantas para incrementar la absorción de P disponible en el suelo y representan un menor costo energético que las raíces. Por su tamaño, las hifas pueden explorar dentro de los poros del suelo en busca de PO_4 en la solución del suelo más eficientes que las raíces (Harrison y van Buuren, 1995; Smith y Smith, 2012).

El N es absorbido por los HMA y por las plantas en forma de nitrato (NO_3^-) y amonio (NO_4^+); el N orgánico no está disponible para ninguno de los simbiontes. Las concentraciones de estos compuestos en suelos no fertilizados son de aproximadamente 20-50 μM (McDowell et al., 2004) pero no está tan limitado en la rizósfera dada su alta movilidad en comparación con el P.

Hodge et al. (2001) y Leigh et al. (2009) demostraron que los HMA capturan y translocan cantidades significativas de N del suelo y hacia la planta, aunque no fueron aportes importantes considerando el N total de la planta. No obstante, Jasso-Flores (2010) reportó que existe una correlación positiva entre el N en el suelo y la CI y el ME, este autor sugiere que el N es un nutriente limitante en la selva húmeda e influye en la colonización de los HMA.

1.1.5. Factores que afectan la producción de estructuras de HMA

Existen múltiples factores que modifican la producción de estructuras de HMA; estos pueden ser de origen biótico, abiótico y antropogénico.

Uno de los factores bióticos que afecta el desarrollo de estructuras de los HMA es la composición vegetal, dado que dependiendo de las especies de plantas y hongos que estén formando la asociación se verán modificadas las estructuras de colonización de los HMA, como la formación de vesículas o arbusculos, determinadas por el metabolismo y asignación de C (Amijee et al., 1993; Graham et al., 1997; Staddon, 1998). También el estado de desarrollo del hospedero, como ser plántula o adulto, es un factor importante (Kiers et al., 2000; Husband et al., 2002).

La competencia intraespecífica e interespecífica también modifica el desarrollo de las estructuras de HMA. En la competencia intraespecífica, dependiendo de las especies de HMA que estén involucradas en la interacción simbiótica, se modifica la absorción de nutrientes del suelo y la translocación de C (Dood et al., 2000; Hart y Reader, 2002b). En cuanto a la competencia interespecífica ciertos organismos de la fauna edáfica (colémbolos y lombrices, entre otros) se alimentan de los HMA, interrumpiendo la infectividad del hongo y la translocación de los nutrientes a la planta (Smith y Read, 2008).

Dentro de los factores abióticos se encuentra el estrés hídrico, ya que al enfrentar la falta de humedad, los hongos incrementan el crecimiento del ME en busca de agua en el suelo. La temperatura es otro factor que determina el desarrollo de los hongos, ya que los HMA encuentran una temperatura óptima entre 18 y 40°C (Entry et al., 2002). Serrano-Ysunza (2012) realizó un estudio en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz, donde reportó que la colonización intrarradical tiene una correlación positiva con la temperatura y la humedad relativa, por lo que se sugiere que el aumento de temperatura estimula el movimiento de C hacia los HMA, debido al incremento de la actividad fotosintética del hospedero (Rillig et al. 2002), mientras que la humedad propicia la germinación de esporas en el suelo, una alta conductividad estomática y por lo tanto también la tasa fotosintética, aumentando la CI.

El pH y la disponibilidad de nutrientes son factores que afecta a los HMA y que están fuertemente relacionados, ya que la disponibilidad de nutrientes se modifica con el pH (Entry et al., 2002).

Por otro lado, Cruz-Paredes (2013) reporta que ecosistemas con mayor concentración de nutrientes en el suelo como la selva y el acahual, presentan menor cantidad de micelio extrarradical y mayor colonización intrarradical con respecto a ecosistemas con menor disponibilidad de nutrientes como el pastizal y el matorral.

El disturbio antropogénico como la deforestación para la ganadería y la agricultura, provoca modificaciones en el suelo como la compactación, así como la presencia de metales pesados y la contaminación por agroquímicos. La compactación conduce al rompimiento del micelio extrarradical, lo que provoca baja porosidad, reduce el potencial del agua e incrementa la erosión del suelo (Bengough y Mullins, 1991; Horn y Lebert, 1994).

Las prácticas agrícolas también modifican la estructura y composición vegetal, por lo que se afecta tanto a la colonización intrarradical, ya que se reduce el crecimiento de raíces y de la planta en general (Andersen y Rygiewicz, 1991), como la interrupción del crecimiento del micelio extrarradical y su papel en la translocación de nutrientes hacia el hospedero (Smith y Read, 2008).

1.2 Selva baja caducifolia

La selva baja caducifolia (SBC; Miranda y Hernández, 1963) o bosque tropical seco estacional (SDTF por sus siglas en inglés) a nivel mundial representan el 42% de cobertura vegetal tropical y es el segundo tipo de bosque tropical más abundante en el mundo (Miles et al., 2006). La selva baja caducifolia presenta una gran biodiversidad y un gran número de endemismos y, comparada con el bosque tropical lluvioso, tiene un mayor recambio de especies en una superficie (Trejo y Dirzo, 2002).

Las especies vegetales presentes en las SBC pierden más del 75% de sus hojas y sus árboles presentan una altura de 4 a 10 metros (CONABIO, 2014). Se encuentran distribuidas en todo el país, incluyendo en la Península de Yucatán (occidente, norte y centro), las llanuras costeras del Golfo, las estribaciones de la Sierra Madre Oriental (Veracruz, Tamaulipas y San Luis Potosí), la Depresión Central de Chiapas, las estribaciones hacia el océano Pacífico de la Sierra Madre del Sur, el Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), casi toda la cuenca del Balsas (Michoacán, Guerrero, Morelos y Puebla) y de Tepalcatepec, la base poniente de la Sierra Madre Occidental, en Jalisco, hasta el sur de Sonora y Chihuahua (INEGI, 2009).

Son selvas que presentan una precipitación media anual entre 250 y 2000 mm, y tienen una estacionalidad muy marcada con 4 a 6 meses con menos de 100 mm de lluvia (Dirzo et al., 2011). La cantidad y temporalidad de la lluvia son los principales factores que determinan la productividad primaria de este ecosistema, ya que el agua disponible influye en la producción de hojas y la fotosíntesis. Tanto en la época de lluvias como en la de secas, el agua restringe y controla la dinámica de los nutrientes (Jaramillo et al., 2011).

Subsecuentemente el agua que se encuentra en el suelo también regula la descomposición de la materia orgánica, la producción de raíces finas y la dinámica microbiana; es por ello que el tiempo y la cantidad de nutrientes disponibles está fuertemente ligada a las variaciones estacionales y anuales de la precipitación (Jaramillo et al., 2011).

Otro factor que controla la productividad y la dinámica de nutrientes es el cambio de uso de suelo (Jaramillo et al., 2011). La SBC es considerada como uno de los ecosistemas tropicales con mayor riesgo de extinción (Janzen, 1988) además de que presenta un alto grado de deterioro (Miles et al., 2006). Las causas y consecuencias de esta degradación aún no son entendidas del todo, por ello es necesario comprender mejor su funcionamiento y el cómo es que el deterioro impacta sobre el funcionamiento del ecosistema y los servicios ambientales que brinda como el mantenimiento del balance de C y N, la fijación de nitrógeno, el secuestro de C, el ciclaje de la materia orgánica y la disponibilidad de nutrientes (Van der Putten et al., 2004; Wall, 2004; Wardle et al., 2004).

Por las características que presentan estas selvas son consideradas buenas para el desarrollo de la agricultura y la ganadería (Fajardo et al., 2005). Es por ello que se ha observado una disminución de la superficie de estos ecosistemas; Trejo y Drizo (2000) reportaron que esta selva ocupaba el 60% del área de bosque tropical total del país. Sin embargo, en la actualidad la superficie de vegetación primaria ocupa 6.65 millones de hectáreas y la secundaria ocupa 7.86 millones de hectáreas, equivalentes al 3.38% y 4% de la superficie del país, respectivamente (Challenger y Soberón, 2008).

El presente trabajo de tesis forma parte del proyecto llamado “Estudio de la diversidad y las interacciones bióticas para la conservación y restauración de la vegetación

de la reserva de la biosfera Ría Lagartos, Yucatán”, desarrollado por La Red para el Estudio de las interacciones Bióticas en México. El proyecto tiene como objetivo evaluar la diversidad y la funcionalidad ecológica de la vegetación de la Reserva de la Biosfera Ría Lagartos (RBLR), a través del estudio de grupos biológicos selectos y de interacciones interespecíficas claves para su conservación y restauración. Mi estudio forma parte de uno de los objetivos particulares de este proyecto el cual pretende describir la funcionalidad de las interacciones bióticas en las comunidades vegetales y en pruebas controladas en bioensayos de invernadero. Así, cuantificar la colonización de HMA en las raíces y en el suelo es esencial para determinar la abundancia y analizar el funcionamiento de los HMA en el ecosistema (Hart y Reader, 2002a).

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

Analizar la producción de micelio extrarradical y la colonización intrarradical de los hongos micorrizógenos arbusculares en una selva baja caducifolia en dos épocas del año.

2.2. Objetivos particulares

1. Cuantificar la producción de micelio extrarradical y colonización intrarradical de los hongos micorrizógenos arbusculares en dos sitios.
2. Cuantificar la producción de micelio extrarradical y colonización intrarradical de los hongos micorrizógenos arbusculares en temporada de lluvias y de secas en cada sitio.
3. Analizar las diferencias de la producción de micelio extrarradical y colonización intrarradical de los hongos micorrizógenos arbusculares considerando los atributos de la vegetación y características del suelo.

3. Hipótesis

Si la disponibilidad de nutrientes en el suelo se modifica dependiendo de las condiciones particulares de cada sitio, entonces la relación mutualista se verá favorecida en el sitio que presente una menor disponibilidad de nutrientes.

Si las propiedades físicas y químicas del suelo y los atributos de la vegetación modifican el comportamiento de los HMA, y ello cambia con la época del año, entonces el desarrollo del micelio en los HMA se esperaría que fuese de la siguiente manera: en la temporada de secas al existir poca disponibilidad de nutrientes, se incrementará la cantidad de ME, el cual se encargará de explorar por los nutrientes que requiera la planta; por lo tanto la planta asignará más recursos al hongo. En contraste, en la época de lluvias la CI predominará porque los recursos abundan y la planta no requiere asignar recursos a los HMA para absorberlos.

Si la composición de las especies vegetales y las características físicas y químicas del suelo están relacionadas con el comportamiento de los HMA, se esperaría que el sitio con menor disponibilidad de recursos mostrase un mayor desarrollo de las estructuras de los HMA.

4. Métodos

4.1. Zona de estudio

4.1.1. Ubicación geográfica

La Reserva de la Biosfera Ría Lagartos (RBRL) se ubica en el extremo oriente de la franja litoral del estado de Yucatán (Figura 3), en las coordenadas extremas 21°37'29.56" y 21°23'00.96" latitud Norte; 88° 14'33.35" y 87°30'50.67" longitud Oeste. Ocupa territorios de los municipios de San Felipe, Río Lagartos y Tizimín, en Yucatán, y del municipio de Lázaro Cárdenas, en Quintana Roo. Limita al norte con el Golfo de México, al sur con los municipios de Tizimín, Río Lagartos y San Felipe al oeste con la Reserva Estatal de Dzilam, y al este con el Área de Protección de Flora y Fauna de Yum Balam.

Constituye un complejo de ecosistemas terrestres, dulceacuícolas y marinos con una superficie total de 60,347.82 hectáreas, con seis zonas núcleo que abarcan una superficie total de 23,681.55 hectáreas y una zona de amortiguamiento que posee una superficie total de 36,666.27 hectáreas (CONANP, 2007). En la parte Este de la Reserva se localiza la estación "El Cuyo" mientras que en la parte Oeste se encuentra el sitio denominado "Río"; estos dos sitios fueron los que se seleccionaron para realizar esta investigación.

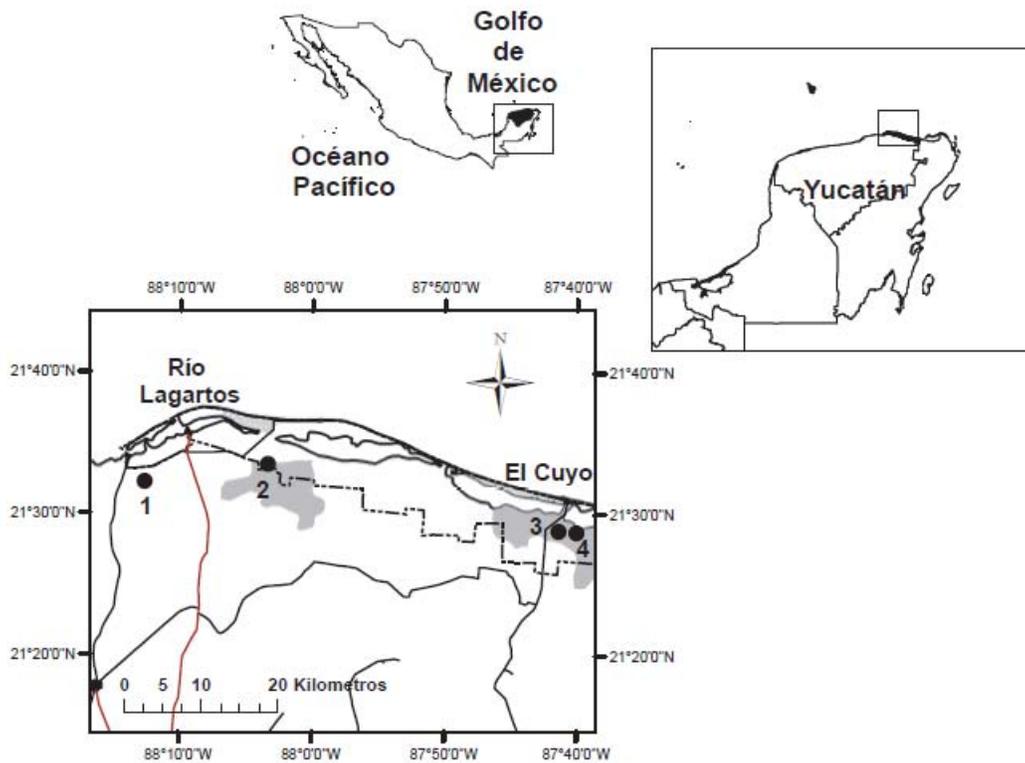


Figura 3. Ubicación de la Reserva de la Biosfera Ría Lagartos y de los sitios seleccionados para esta investigación.

4.1.2. Geología

El área de la Reserva está comprendida en las formaciones geológicas del cuaternario, compuestas de materiales del pleistoceno y holoceno de menos de un millón de años de antigüedad; en la parte litoral del estado, el material suele ser de rocas pleistocénicas y recientes; el análisis sugiere que los materiales calizos consolidados corresponden al pleistoceno y los materiales más blandos no consolidados al holoceno (Duch-Gary, 1991).

4.1.3. Fisiografía

La Reserva abarca 79 de los 378 kilómetros de litoral del estado de Yucatán, lo que representa el 19.6% del total de la costa. Se ubica en la provincia fisiográfica denominada Región Peninsular Yucateca, en la subprovincia de la Llanura Kárstica y subdivisión de Zona de Costa, que abarca la porción norte de la península. La altitud de la Península de Yucatán es inferior a los 100 m (Valdés et al., 1992; CNA, 2002).

La topografía de la Reserva se caracteriza por relieves planos o casi planos, con ligeras pendientes que permiten considerarla uniforme. En la porción Sur, se localizan los únicos lomeríos que alcanzan los 10 metros. Estas pequeñas variaciones topográficas son de gran importancia para la hidrodinámica superficial y la distribución de la vegetación (Valdés et al., 1992; CNA, 2002).

Como en el resto de la región, existen dolinas, cenotes, microcúpulas kársticas, lagunas y llanuras de inundación, estas últimas tienen dimensiones de metros hasta kilómetros y presentan formas circulares, alargadas o irregulares (Valdés et al., 1992; CNA, 2002).

4.1.4. Características de los suelos

Los suelos de la RBRL derivan de la sedimentación marina reciente, del intemperismo de la roca caliza y de los procesos climáticos que actúan en conjunto con la vegetación. Según la clasificación de la FAO/UNESCO (1974), los suelos de la Reserva corresponden al orden azonal, gleysoles y vertisoles. También son de los tipos hidromórficos (Gleysoles y Vertisoles) profundos o muy profundos (Luvisoles), someros (Cambisoles y Luvisoles)

líticos y pedregosos (Litosoles y Rendzinas) y halomórficos (Regosoles y Solonchak) (Duch-Gary, 1991).

Los tipos de suelos presentes en los lugares de muestreo correspondieron para el sitio Cuyo Luvisol y Phaeozem, y para el sitio de Río a un Leptosol (INEGI, 2014), cuyas características se describen a continuación:

Luvisoles: son suelos con acumulación de arcillas. En Yucatán hay Luvisoles ródicos. Son suelos fértiles con una amplia variedad de uso agrícola. Presentan una profundidad efectiva variable de uso agrícola, de buena a muy buena, con problemas de compactación en la parte baja del perfil, sin problemas fuertes de fertilidad química, buena aptitud agrícola. Presentan buenas características para el uso de aguas residuales en labores agrícolas (Bautista et al., 2011).

Phaeozems: son suelos con horizonte superficial mineral mólico (Ah) espeso y oscuro (aunque en menor grado que los Chernozem), rico en materia orgánica y nutrientes. Son suelos regularmente asociados con Leptosoles, Luvisoles y Gleysoles. Son aptos para la agricultura por la fertilidad natural que poseen, o que hace que produzcan buenas cosechas. En Yucatán el principal uso que le dan es en cultivo de maíz (Bautista et al., 2011).

Leptosoles: Estos suelos son someros o muy pedregosos. Los Leptosoles réndzicos son de alta fertilidad natural, se utilizan en el trópico en el cultivo y explotación de caoba y otras especies forestales. Presentan serias restricciones para los cultivos por escasa profundidad efectiva y baja capacidad de almacenamiento de agua para las plantas; tienen problemas en la nutrición vegetal por el exceso de calcio asimilable y escasa retención de humedad por la baja cantidad de arcillas (Bautista et al., 2011).

4.1.5. *Clima*

Existen dos tipos de climas, el Ax'(wo) iw'', que corresponde al más seco de los cálidos húmedos, con lluvias repartidas a lo largo del año y se presenta en la región de El Cuyo (Cuyo). El porcentaje de precipitación invernal respecto al total anual es mayor a 18%. Es un clima de transición entre los de lluvias en verano y los de lluvias en invierno; la temperatura media anual es mayor de 22°C y la temperatura del mes más frío mayor a los 18°C (Valdés et al., 1992).

El segundo tipo de clima es el BSo(h')w(x')iw'', que corresponde al clima más seco de los áridos y se presenta en la región de Río Lagartos (Río). El coeficiente precipitación/temperatura (P/T) es menor a 22.9 ya que la evaporación excede a la precipitación. La temperatura media del mes más frío es mayor a 18 °C y la temperatura media anual mayor a 22°C; el porcentaje de precipitación invernal respecto a la total anual varía entre 5 y 10.2%. Se presentan lluvias todo el año aunque poco frecuentes, pero intensas (Arriaga et al., 2002).

La temperatura media anual es de 26°C, y no se presentan marcadas variaciones en las isotermas, por lo cual las temperaturas son homogéneas. En la zona de El Cuyo la temperatura media mensual es de 26.2°C, los meses más fríos son enero y febrero con 24.05°C, los meses más calientes son entre mayo y octubre con 27.5°C, y la oscilación térmica es de 3.7°C. En la zona de Río Lagartos la temperatura media mensual es de 25.5°C, los meses más fríos son enero y febrero con 23.1°C, el mes más caliente es julio con 27°C y la oscilación térmica es de 4.2 °C (CNA, 2006).

Los datos registrados en el área de la estación de El Cuyo, muestran que la precipitación total anual es de 713.6 mm. El mes más seco es abril, con 23.1 mm, y el más lluvioso es septiembre, con 117.1 mm. La relación P/T es de 27.03, y la canícula se presenta en junio. De acuerdo con los registros obtenidos en el área de la estación de Río Lagartos, la precipitación total anual es de 616.4 mm. El mes más seco es abril, con 19.8 mm, y el más lluvioso es septiembre con 107.7 mm. La relación P/T es de 24.17, y la canícula se presenta en julio (CNA, 2006).

La mayor parte del año los vientos dominantes son los alisios con dirección noreste-suroeste, internándose con gran cantidad de humedad. Durante los meses de noviembre a agosto los vientos son moderados; sin embargo, a partir de septiembre y octubre se considera época de nortes y huracanes, con vientos de velocidades superiores a los 120 km/hr, pero no todos los años azotan con gran intensidad (CONANP, 2007).

4.1.6. Tipos de vegetación

La Reserva presenta una gran diversidad de ecosistemas. Entre éstos existen varios tipos de cobertura vegetal como la selva mediana subperennifolia, selva mediana subcaducifolia, selva baja (caducifolia, caducifolia espinosa e inundable), manglares, matorral de dunas costeras, pastizales inundables y la vegetación de pastos marinos. También se localizan unas formaciones características de las zonas costeras de la Península de Yucatán denominadas petenes (CONANP, 2007).

Este estudio se concentra en el tipo de vegetación selva baja caducifolia (Miranda y Hernández, 1963). Existen dos tipos de comunidades, la primera dominada por *Pseudophoenix sargentii* (Figura 4) y la segunda por cactáceas candelabrifformes

(*Cephalocereus gaumeri*, *Lemaireocereus griseus*, *Pterocereus gaumeri* y *Nopalea gaumeri*; Figura 4).

La selva baja caducifolia con *P. sargentii* se distribuye al occidente de la reserva, desde Puerto Juárez (Quintana Roo) hasta la parte sur de El Cuyo. Esta asociación sufre diversas presiones por las actividades humanas como los incendios producto de roza, tumba y quema. La asociación con cactáceas candelabriformes se desarrolla de El Cuyo hasta la altura de Sisal, donde también abundan las leguminosas espinosas (CONABIO, 1999).

Pizarro-Hernández (datos no publicados) indica que el sitio Cuyo cuenta con 37 especies vegetales, mientras que el sitio Río tiene sólo 30 especies y que ambos sitios comparten 17 de estas especies. La lista de las especies se encuentra en el apéndice VI.



Figura 4. Vista general de la vegetación de los sitios; del lado derecho el sitio “El Cuyo” y del lado izquierdo el sitio “Río”.

4.2. Muestreo del suelo

En cada sitio se marcaron seis cuadros de 5×5 m, con base en los cuadros de vegetación, y separados entre sí por no menos de 50 m. En cada uno de los cuadros se marcaron 16 puntos de muestreo (Figura 5), con base en la propuesta de Mangan et al. (2004).

En cada uno de los puntos se recolectó una muestra de suelo de aproximadamente 300 g. Previo a la recolecta de la muestra se quitó la hojarasca, de ser el caso, así como los primeros 2 cm de la superficie del suelo. Así, la muestra se recolectó a una profundidad de 15-20 cm. Las muestras se mantuvieron en refrigeración a 3°C, hasta su procesamiento en el laboratorio.

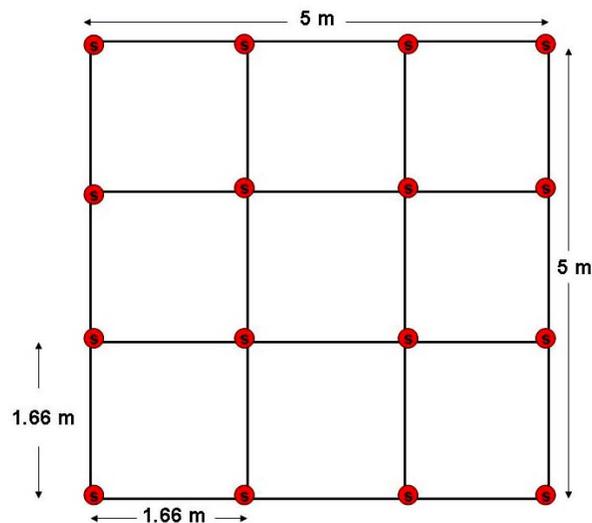


Figura 5. Esquema del diseño de los cuadros para el muestreo. Los círculos rojos indican los 16 puntos de muestreo.

El primer muestreo se realizó en temporada de lluvias en los meses de septiembre y octubre del 2012, y el segundo se realizó en temporada de secas en el mes de mayo del 2013. Se analizaron cinco de los 16 puntos que previamente fueron seleccionados al azar, dando como resultado un total de 30 muestras. Para cada sitio (El Cuyo y Río Lagartos), se tienen seis réplicas, lo que da un total de 60 muestras por temporada, por lo que en total se analizaron 120 muestras de suelo para el micelio extrarradical y 120 para la colonización.

Las muestras del suelo colectadas fueron analizadas para obtener las propiedades químicas (Cuadro 1); para la MO se utilizó el método de Walkley y Blak, el P disponible con la técnica de Olsen y el pH se obtuvo con el método electrométrico. Todos estos métodos están descritos en la Norma Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT-2000 (2002). Los análisis se realizaron en el laboratorio de la Universidad Autónoma de Yucatán únicamente para la temporada de secas.

Los análisis de los suelos mostraron un pH que varía de 7.12 a 8.28 para el Cuyo, y de 7.41 a 7.99 para el sitio Río; por la gran cantidad de materia orgánica la relación fue 1:5, es decir, una porción de suelo por cinco de agua.

Cuadro 1. Propiedades químicas de las muestras del suelo de la temporada de secas. ($\bar{x} \pm$ EE; Estrada-Medina, datos no publicados)

	P ⁽¹⁾ (mg kg)	MO ⁽²⁾ %	pH	CIC Cmol(+)/kg
Cuyo	18.06 ⁽³⁾ (12.35)	18.94 (7.48)	7.78 (0.26)	18.55 (3.74)
Río	50.32 (20.82)	40.78 (7.59)	7.77 (0.14)	38.74 (11.11)

⁽¹⁾t_(1,46) = -0.698; p<0.0001, eliminando datos faltantes, ⁽²⁾t_(1,58) = -11.215; p<0.0001, ⁽³⁾n=24

4.3. Extracción y cuantificación del micelio extrarradical

Para la extracción del ME se tomaron 5 g de suelo tamizado y posteriormente se aplicó la técnica de Miller y Jastrow (1998), modificada por Jasso (2010) y Sánchez de Prager et al. (2010) para este trabajo (ver apéndice I). Para su cuantificación se realizó la técnica de Jakobsen (1998), considerando modificaciones (ver apéndice II). No obstante, esta técnica no permite reconocer al micelio viable del que no.

4.4. Tinción y cuantificación del porcentaje de colonización intrarradical

Las raíces finas (<2mm) fueron separadas de las muestras de suelo, se colocaron en rejillas histológicas previamente etiquetadas para su identificación y se colocaron en refrigeración a 4°C hasta su tratamiento en laboratorio. El tratamiento al que fueron sometidas está basado en la técnica descrita por Phillips y Hayman (1970) considerando algunas modificaciones. La observación y obtención del porcentaje de colonización total se realizaron con el método de McGonigle et al. (1990), tomando en cuenta algunas modificaciones que pueden consultarse en el apéndice III.

4.5. Análisis de datos

Se realizaron pruebas de normalidad (Shapiro-Wilk test) y de homogeneidad de varianzas (Hartley F-maz, Cochran C y Bartlett Chi-Sqr) con los datos obtenidos de producción de micelio y el porcentaje de colonización. Los datos que no cumplieron con estos supuestos se transformaron a logaritmo natural, lo cual se hizo con el porcentaje de colonización intrarradical. Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) para determinar si existían diferencias significativas en la producción de micelio extrarradical y el porcentaje de colonización intrarradical total considerando dos factores: el sitio, Cuyo y Río, y la temporada, lluvias y secas. En caso de encontrar diferencias significativas se realizó una prueba de comparación múltiple de medias de Tukey con una significancia de $p < 0.05$. Los análisis fueron realizados con el programa STATISTICA versión 8.0.

También se realizaron correlaciones con la prueba de Spearman para la producción de micelio extrarradical y el porcentaje de colonización con la concentración de fósforo y el porcentaje de materia orgánica. Las pruebas se realizaron con una significancia de $p < 0.05$ en el programa STATISTICA versión 8.0.

Para mostrar el arreglo de los sitios basados en los datos de ME, CI, P, MO, riqueza de especies vegetales y los DAP totales, únicamente en para la temporada de secas, se realizó una ordenación utilizando la técnica Nonmetric Multidimensional Scaling (NMDS) de Kruskal (1964) y Mather (1976). El análisis NMDS es un método de ordenación no paramétrico que reduce la complejidad de la información de las comunidades ecológicas e identificar las relaciones significativas entre comunidades. Este análisis se realizaron con el programa PC-ORD versión 5.10.

5. Resultados

5.1. Micelio extrarradical

Los resultados del ANOVA mostraron diferencias significativas entre los sitios ($F_{(1,116)} = 66.48$; $p \leq 0.001$) y entre temporadas ($F_{(1,116)} = 5.25$; $p \leq 0.05$). La interacción sitio-temporada también fue significativa ($F_{(1,116)}=11.67$; $p \leq 0.001$), donde la prueba de Tukey muestra diferencias significativas entre temporadas sólo en el sitio Río (Figura 6). Imágenes del ME en el microscopio se pueden observar en el apéndice IV, donde se observan fragmentos de micelio teñidos con azul de tripano.

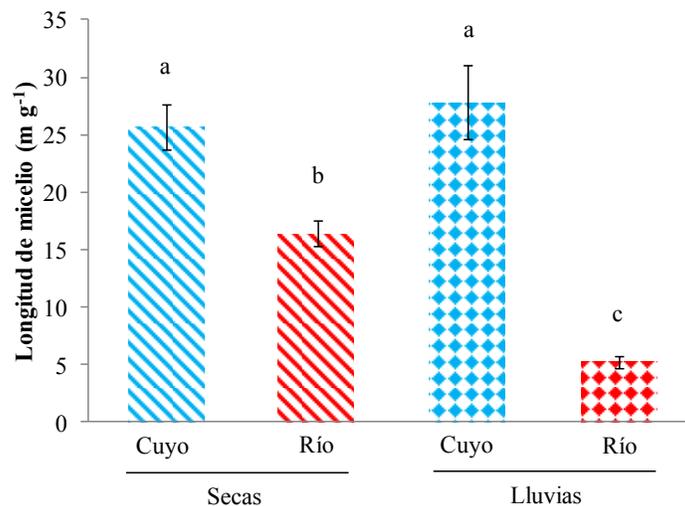


Figura 6. Longitud del micelio extrarradical para ambas temporadas en ambos sitios ($x \pm EE$). Letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey ($p < 0.05$; $n=30$).

5.2. Colonización Intrarradical

El ANOVA mostró diferencias significativas entre sitios ($F_{(1,116)}=30.95$; $p \leq 0.001$; Figura 7), pero no entre las temporadas ($F_{(1,116)}=0.43$; $p \geq 0.05$). La interacción sitio-temporada no fue significativa ($F_{(1,116)}= 2.13$; $p \geq 0.05$). Imágenes de las estructuras de la CI pueden observarse en el apéndice IV, donde se observan diferentes estructuras de colonización como arbusculos, hifas y ovillos.

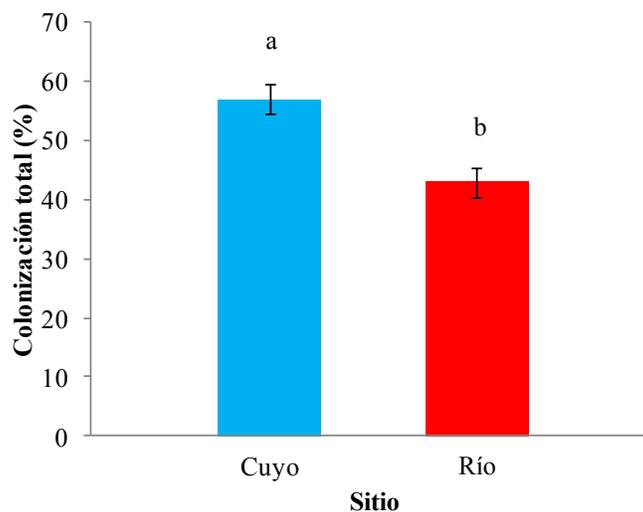


Figura 7. Porcentaje de colonización total dentro de las raíces en cada sitio ($x \pm EE$). Letras distintas indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey ($p < 0.05$; $n=30$).

5.3. Correlaciones

Los análisis de correlación mostraron que la longitud de micelio se correlacionó negativamente con el P disponible ($r=-0.39$; $p<0.05$; Figura 8a) y con el porcentaje de materia orgánica ($r=-0.55$; $p<0.05$; Figura 8b), en la temporada de secas. En cuanto al porcentaje de colonización intrarradical total, éste también correlacionó negativamente con el P ($r=-0.34$; $p<0.05$; Figura 9a) y la materia orgánica ($r=-0.47$; $p<0.05$; Figura 9b) para la temporada de secas.

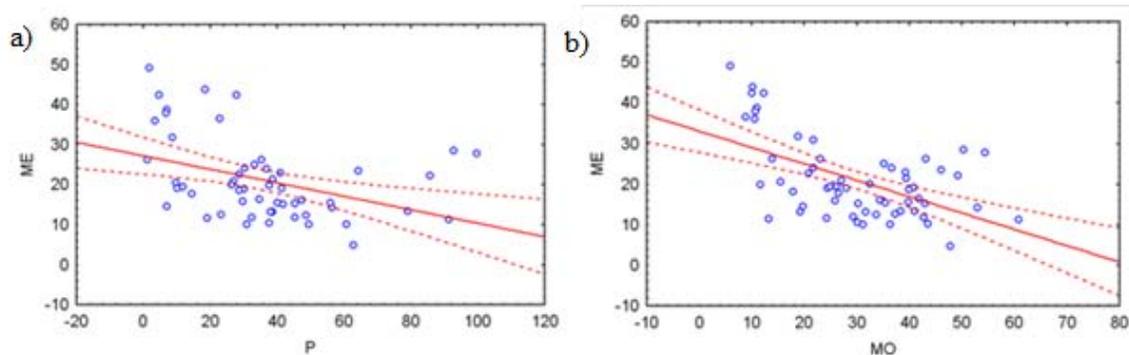


Figura 8. Correlación entre la longitud del micelio extrarradical y a) fósforo (P; $r=-0.39$; $p<0.05$) y b) materia orgánica (MO; $r=-0.55$; $p<0.05$) para la temporada de secas.

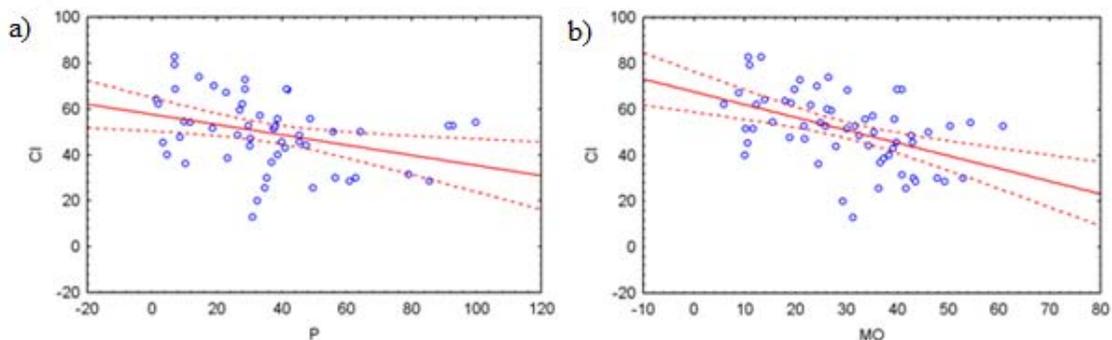


Figura 9. Correlación entre el porcentaje de colonización y a) fósforo ($r=-0.34$; $p<0.05$) y b) materia orgánica (MO; $r=-0.47$; $p<0.05$) para la temporada de secas.

5.4. Análisis Multivariado

El análisis de ordenación NMDS para los atributos de los HMA con los factores bióticos y abióticos obtuvo un estrés de 14.43 con una inestabilidad final de 0, indicando que el análisis es satisfactorio (McCune y Grace, 2002). En la Figura 10 se observa que las variables que agrupan al sitio “Río” son el P y la materia orgánica, mientras la colonización intrarradical, el DAP total y el micelio extrarradical agrupan al sitio “El Cuyo”. Por otro lado, la variable de riqueza vegetal se encuentra en el centro, por lo tanto, no es una variable que agrupe a los puntos.

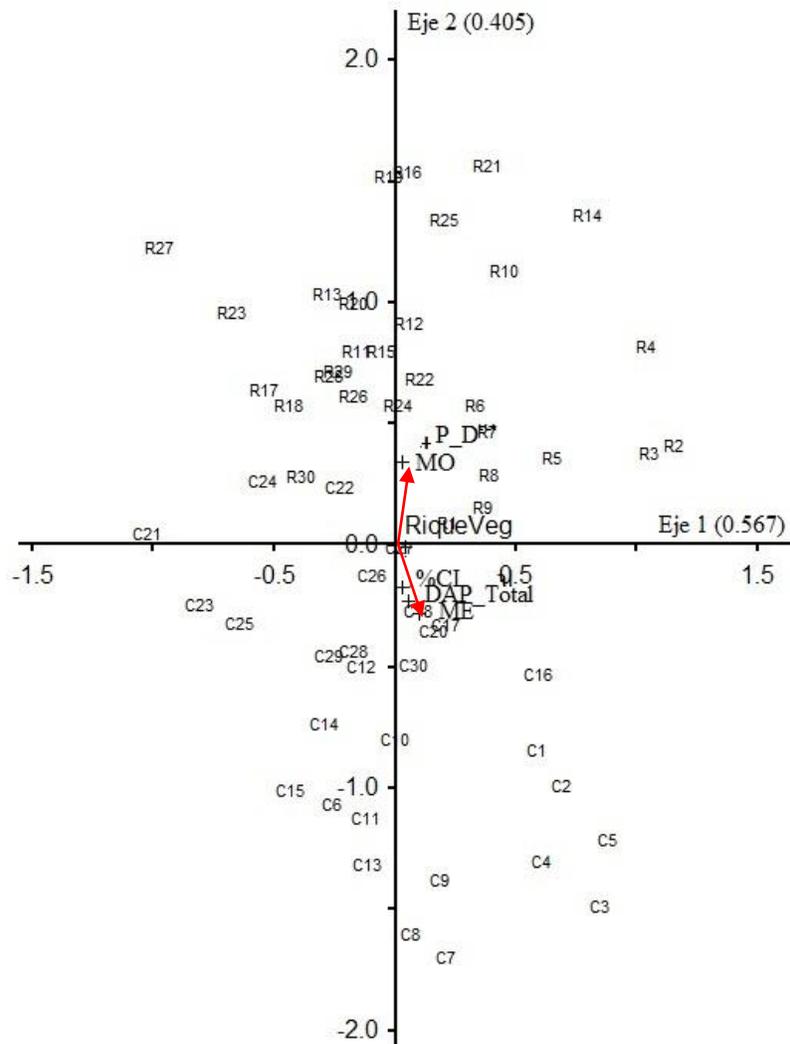


Figura 10. El análisis de ordenación de NMDS para los atributos de los hongos con los factores bióticos y abióticos únicamente en la temporada de secas mostró un estrés de 14.429 y una estabilidad de 0.

6. Discusión

La dinámica de los HMA está sujeta a múltiples factores, tanto bióticos como abióticos. Los factores que controlan la producción de micelio extrarradical son el tipo de suelo, la disponibilidad de nutrientes, el pH, las variaciones estacionales y la temperatura (Entry et al., 2002; Smith y Smith, 2012).

Dado que los análisis del suelo para cada sitio sólo se pudieron realizar en la temporada de secas y únicamente se cuantificó el P disponible y la MO, se esperaría que en sitios donde existe una mayor cantidad de nutrientes totales, la disponibilidad fuera mayor que en un sitio donde la concentración total fue menor; no obstante, es necesario documentar los procesos de transformación biológica de estos nutrimentos para apoyar esta hipótesis.

El sitio Cuyo tienen un valor de P disponible de más del doble que el sitio Río, por lo tanto, la planta podría absorber este nutriente directamente desde sus raíces (Lambers et al., 2008). Las plantas en ese caso no dependerían tanto del hongo para absorber P del suelo y probablemente habría una mayor inhibición de la CI, y por consiguiente una menor producción de ME en el sitio Río que en el sitio Cuyo. Esto también explicaría la correlación negativa entre las estructuras del hongo y la concentración de P, lo que coincide con lo previamente reportado por Serrano-Ysunza (2012) y Cruz-Paredes (2013) en selvas húmedas y medianas, respectivamente. Esto sugiere que el P no es una variable limitante y tendría que haber otro factor por el cual el ME difiere entre los sitios.

La materia orgánica fue mayor en Río que en Cuyo; varias investigaciones han demostrado que las hifas de los HMA promueven la descomposición de la materia orgánica

y adquieren N a partir de ésta (Hodge et al., 2001), lo que permite una mayor absorción para las plantas, aunque también el hongo puede aprovecharlo para desarrollo. Además, el N absorbido y transferido al hospedero y al micelio depende de la especie de hongo y planta que estén formando la asociación micorrícica (Hodge et al., 2001; Leigh et al., 2009). En este estudio se observa una mayor producción de ME y CI en Cuyo con respecto a Río; en principio, de acuerdo a los datos de suelo, hay más MO disponible para su mineralización en el sitio Río; aunque no hay datos de descomposición y mineralización de nutrientes para los sitios de estudio, lo anterior indica quizá una mayor probabilidad de recurso disponibles por la desintegración de la MO en Río, y por ello una mayor accesibilidad a los mismos. Lo contrario ocurriría en Cuyo, dónde se requerirían estrategias adicionales para absorber más eficientemente los recursos del suelo.

Johnson (2010) menciona que dependiendo de la relación N:P se puede predecir el comportamiento de los hongos micorrizógenos con su hospedero; es decir, dependiendo de las concentraciones de nutrientes que se encuentren en el suelo, los hongos se comportarán de manera diferente. Por ejemplo, si existe baja disponibilidad de nutrientes (N, P) entonces la relación mutualista se verá favorecida, en cambio si los nutrientes en el suelo son abundantes, entonces los hongos se comportarían como parásitos. Por lo tanto, de acuerdo con lo propuesto por Johnson (2010), el sitio Cuyo al presentar menor concentración de nutrientes podría estar favorecida la relación mutualistas (Figura 11a), en contraste en el sitio Río, los HMA se podrían comportar como parásitos (Figura 11b) al haber una mayor disponibilidad de nutrientes. Además el clima también es diferente, donde “El Cuyo” es más húmedo que “Río”.

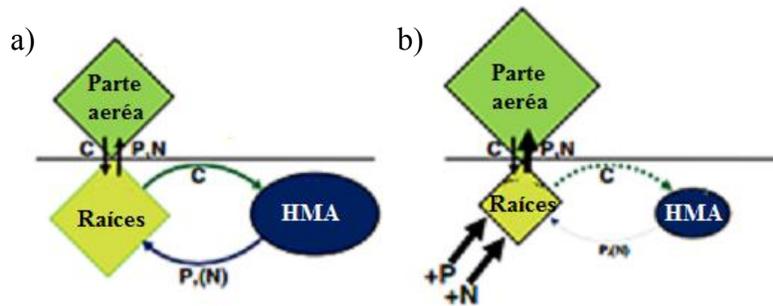


Figura 11. Comportamiento de los HMA dependiendo de la cantidad de nutrientes disponibles en el suelo: a) La baja disponibilidad de nutrientes favorece la relación mutualista b) Al haber mayor disponibilidad de nutrientes la planta puede tomarlos, mientras continúa transfiriendo C al hongo, por lo tanto, el hongo se comporta como un parásito. Modificado de Johnson (2010).

En cuanto a los resultados obtenidos para las temporadas, las diferencias observadas en la producción de micelio extrarradical pueden deberse principalmente a la disponibilidad de agua (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Cuenca y Lovera, 2010), debido a que en temporada de lluvias los nutrientes pasan a la solución del suelo y son absorbidos directamente por las raíces (Lambers et al., 2008) a diferencia de la temporada de secas, en la cual los nutrientes son poco disponibles, lo que promueve la relación mutualista (Johnson, 2010).

Para la CI, Moreira-Souza et al. (2003) demostraron que ésta es mayor en temporada de lluvias que en secas, pues mencionan que estos cambios pueden deberse a la esporulación estacional, las variaciones estacionales en el desarrollo del hospedero (Sutton y Baron, 1972) y la variación en la disponibilidad de nutrientes (Louis y Lim, 1987).

Otros estudios realizados en la selva alta perennifolia en Los Tuxtlas, Veracruz, (Jasso-Flores, 2010; Serrano-Ysunza, 2012) señalan que la colonización intrarradical incrementa en temporada de secas, debido a que el aumento de la temperatura favorece la actividad fotosintética y, por lo tanto, la transferencia de C al hongo (Rillig et al, 2002). Sin embargo, Cruz-Paredes (2013) señaló que en una selva estacional la CI se incrementó en lluvias debido al incremento de la actividad micorrízica relacionada con una mayor actividad metabólica de la planta al existir mayor disponibilidad de agua (Lugo et al., 2003). En este estudio no se registraron diferencias significativas en la CI.

El análisis de ordenación NMDS confirma la disimilitud entre los sitios estudiados, basados de manera general, en la diferente disponibilidad de recursos (P y MO) en el suelo, siendo el sitio Cuyo el que presentó los menores valores. No obstante, el DAP también fue una variable que es diferente entre sitios, por lo tanto se esperaría que la vegetación con un mayor DAP, en este caso “El Cuyo”, tuviera una mayor requerimiento de nutrientes del suelo y a su vez mayor producción de hojarasca, lo que promueve un continuo flujo de nutrientes y una alta actividad microbiana; en este caso los HMA presentan un mayor desarrollo del micelio extrarradical en el suelo y colonización intrarradical. Por otro lado se encuentra el sitio “Río”, el cual tiene un menor DAP promedio y una alta disponibilidad de nutrientes, sin embargo la actividad de los HMA en el suelo es menor, lo que podría significar que el suelo funciona como almacén de nutrientes. Sin embargo sería conveniente tener mayor información sobre las propiedades del suelo, como nitrógeno total y disponible, para poder sustentar con más argumentos este supuesto.

Es posible que otros factores hayan modificado las variables de los hongos. Merryweather y Fitter (1998) así como Hart y Reader (2002b) mencionan que dependiendo

de la diversidad de hongos que se encuentren en un sitio determinado pueden modificar la cantidad de micelio extrarradical, esto debido a que dependiendo de la especie de hongo se ve modificado el desarrollo de micelio en el suelo. Esto se traduce en que algunas especies de hongos pueden abarcar una mayor superficie que otros, que en términos de cuantificación de ME se ve reflejada en una mayor producción de éste.

Dood et al. (2000) mencionan que dentro de la raíz también existen diferencias morfológicas entre especies de hongos, ya que el grueso de las paredes de las hifas puede variar, así como la forma de las vesículas o los arbusculos. Graham et al., (1997) y Staddon (1998) también mencionan que el metabolismo, la asignación de C y la etapa de desarrollo del hospedero, así como los cambios en las condiciones edáficas [P] modifican las estructuras fúngicas dentro de la planta. Kiers et al. (2000) y Husband et al. (2002) mencionan que la riqueza de las especies de los HMA también puede ser diferente dependiendo del estado de sucesión que presentan los sitios, dado que la etapa de desarrollo del hospedero es un factor importante.

Van der Heijden et al. (1998) mencionan que el desarrollo de estructuras de los HMA depende de la especie con la que se asocien, por lo anterior pudiera ser que la riqueza vegetal que es diferente entre los sitios, podría explicar las diferencias en la cantidad de ME y de CI que se reporta entre estos sitios.

7. Conclusiones

Aunque los sitios estudiados presentan el mismo tipo de vegetación (selva baja caducifolia), difieren en las concentraciones de algunos nutrientes. Por ello, en el Cuyo, donde existe una menor cantidad de P, la relación mutualista se vio favorecida. En cambio en Rio ante la mayor disponibilidad la absorción por parte de las plantas parecería ser directa, y el papel funcional de la micorriza sería menos necesario.

La selva baja caducifolia se caracteriza por tener una marcada estacionalidad, lo que influye en las propiedades fisicoquímicas del suelo y en los atributos de la vegetación. Así, se observó un aumento en la producción de micelio extrarradical en la temporada de secas en comparación con la de lluvias, el cual se debió posiblemente a una reducción en la disponibilidad de nutrientes en el suelo; por ello el hongo incrementaría la contribución de los HMA a la absorción de nutrientes.

En cuanto a la colonización intrarradical no se observaron diferencias entre temporadas como se esperaba. Son necesarios más estudios para determinar si son otros factores como la resistencia a patógenos y a la sequía, o la disponibilidad de nutrientes como el nitrógeno los que pudieran tener mayor influencia en esta variable.

Apéndice I

Extracción de micelio extrarradical

Se realizó con la técnica de Miller y Jastrow et al. (1998) considerando las modificaciones propuestas por Jasso (2010) y Sánchez de Prager et al. (2010). Los pasos a seguir de este procedimiento se detallan a continuación:

- a. Se tomaron 5 g de suelo húmedo previamente tamizado en tamiz del número 10.
- b. La muestra se colocó en un matraz Erlenmayer de vidrio de 500 ml.
- c. Se adicionan 250 ml de agua y 31 ml de hexametáfosfato de sodio con pipeta de plástico (37 g de hexametáfosfato en 500 ml).
- d. El frasco se coloca en la agitadora de plancha marca SOL-BAT durante una hora y media a una velocidad de 250 o 180 rpm aproximadamente, tapándolo con papel aluminio. La solución se agita vigorosamente para deshacer los agregados.
- e. Una vez transcurrido el tiempo de agitación se toman dos alícuotas de 6 ml (3 de 4 ml con pipeta de vidrio de 5 ml) de la solución del suelo y se colocan en otro matraz de 500 ml. Las muestras se toman con la agitación en curso, con una velocidad de 220 y evitando que provenga del fondo del recipiente.
- f. A los 12 ml de solución se le adicionan 250 ml de agua y 31 ml de hexametáfosfato.
- g. Nuevamente se coloca el matraz cubierto en el agitador de la plancha a la misma velocidad anteriormente descrita durante 20 minutos.

- h. Se toman cuatro alícuotas de 5 ml de la solución con pipeta de vidrio de 5 ml, tomando en cuenta las mismas consideraciones que el paso anterior. Todas las alícuotas se pasan a través de un tamiz del número 400, descartando lo que pasa a través del tamiz.
- i. Se coloca en la bomba de vacío una membrana de nitrocelulosa de 45 mm de apertura. Se vierte el contenido del tamiz lavando con abundante agua con ayuda de una pipeta sobre el embudo de la bomba encendida
- j. Una vez filtrada la muestra se apaga la bomba para liberar la presión y se agregan 5 ml de azul de tripano al 0.05% con ayuda de una pipeta de vidrio de 5 ml. Se deja que el tinte filtre solo o que transcurran 10 minutos para dar tiempo a que se tiña el micelio.
- k. Transcurrido este tiempo se enciende la bomba para quitar el exceso de colorante. Sin apagar la bomba se retira el embudo del equipo y se espera a que se remueva el exceso de humedad.
- l. Para finalizar se apaga la bomba y se monta la membrana sobre un portaobjetos con PVGL como medio de montaje, se deja secar por 2 días y luego se coloca un cubreobjetos.

Apéndice II

Cuantificación de la producción de micelio extrarradical

Para realizar la cuantificación se utilizó la técnica de Jakobsen (1998). Las modificaciones que se realizaron fueron el número de observaciones por portaobjeto que pasaron de 25 a 70. Para los cálculos se determinó la longitud de la unidad de la rejilla en el ocular de 10×10 sobre el filtro usando un objetivo micrométrico resultando 0.05 mm (a).

Para el cálculo total de ME en la muestra del suelo se consideraron:

Longitud total de la hifa observada sobre el área de filtrado estuvo cubierta por 70 campos de observación (H):

$$H = (11/14) \cdot N \cdot a (\text{mm})$$

Donde: 11/14 = constante

N= número total de interseptos en 70 campos de observación

a= unidad de rejilla (0.05mm)

Área filtrable sobre la membrana de nitrocelulosa (FA):

$$FA = \pi \cdot r^2 \text{ (mm}^2\text{)}$$

Donde: r = radio del área de captación/filtrado

(En este trabajo r= 9.5 mm)

Área total examinada o área contable (CA)

$$CA = (10 \cdot a)^2 \cdot C \text{ (mm}^2\text{)}$$

Donde: C = número total de campos observados (en este trabajo = 70)

$$a = \text{unidad de rejilla (0.05 mm)}$$

Longitud total de la hifa sobre el área filtrada (HL)

$$HL = (H/CA) \cdot FA \text{ (mm)} \text{ o } HL = H \cdot FA/CA$$

Total de hifas en la muestra de suelo (TL)

$$TL = (HL \cdot [(12+250+31)/20] \cdot [(250+31)/12]/(p))$$

Donde: p = peso seco en g de la muestra de suelo 5 g utilizada, 250 ml es el volumen de agua donde la muestra fue suspendida, 31 ml el volumen utilizado de hexametáfosfato de sodio en las dos disoluciones. 12 y 20 ml son las alícuotas de las disoluciones pipeteadas del suelo.

Apéndice III

Tinción y cuantificación de la colonización intrarradical

El método utilizado para la tinción de raíces micorrizadas fue el de tinción con azul de tripano, descrito por Phillips y Hayman (1970), en el cual el procedimiento a seguir es el siguiente:

- a. Lavar las raíces con abundante agua corriente y colocar fragmentos largos de raíces finas de cada individuo en su respectiva rejilla.
- b. Poner las rejillas con las raíces en un matraz Erlenmayer o paso de precipitados de 1 lt para su tratamiento químico, procurando que éstas no lleguen hasta el tope.
- c. Se cubren las raíces con solución de KOH al 10% y se meter el recipiente en autoclave durante 20 minutos a 15 lb de presión o 100°C.
- d. Se lavan las rejillas con agua corriente y se recupera el KOH para desecharlo correctamente. En caso de no haberse desteñido lo suficiente, a las raíces que sea necesario se les adiciona agua oxigenada al 10% por 5 minutos máximo.
- e. Nuevamente se lavan con agua corriente y se agrega una solución de HCl al 10% durante 10 min.
- f. Se decanta el HCl sin lavar con agua y se adiciona Azul de Tripano al 0.05% hasta que cubran totalmente las rejillas. Se dejan teñir 24 hrs. Posteriormente se colocan en lactoglicerol hasta ser montadas.

La cuantificación de la colonización se realizó con la técnica de McGonigle et al., 1990 de la siguiente manera:

Se colocan las raíces en una caja petri con un poco de lactoglicerol y se dispersan. Se colocan aproximadamente 25 segmentos de raíz de 2 cm de largo de diferentes porciones de la raíz.

Se colocan los segmentos a lo ancho del portaobjeto, uno al lado del otro, en forma paralela. Quitar el exceso de líquido con toalla de papel.

Colocar tres o cuatro gotas de PVLG sobre las raíces, en los extremos y parte media, esperar dos minutos y colocar el cubreobjetos evitando la producción de burbujas.

Presionar ligeramente sobre cada raíz con la goma de lápiz para distender las raíces. Etiquetar las preparaciones con los datos correspondientes, de preferencia con portaobjetos con una zona esmerilada donde se puede escribir.

Secar las preparaciones a temperatura ambiente por una semana o a 60°C por 24 hrs.

Observar las preparaciones en el microscopio óptico. Comenzar por uno de los extremos de la preparación, en uno de los extremos del primer segmento de raíz. A partir de ahí, se debe mover la platina, de manera horizontal sobre una línea, hacia el resto de los segmentos de raíz, hacer las observaciones a 20x. Al llegar al último segmento de raíz del extremo opuesto al que se comenzó, mover la platina, de manera vertical y detenerla en la parte media de este segmento y repetir el procedimiento. Nuevamente, al llegar al último segmento de raíz del extremo opuesto mover la platina verticalmente y repetir el

procedimiento en el extremo opuesto. Al terminar de revisar la laminilla, se contará con, aproximadamente 70 campos observados.

Al observar cada campo se debe anotar un signo positivo (+) si en el campo de observación se encuentra cualquiera de las estructuras fúngicas, hifas, vesículas, arbuscúlos, ovillos o esporas, si se desea estimar el porcentaje de colonización por estructura coloque el signo positivo de acuerdo con la estructura encontrada.

Campo visual	Micelio	Vesículas	Esporas	Ovillos	Arbuscúlos	Total estructuras
1						
...						
60						

Estimar el porcentaje de colonización aplicando la siguiente fórmula:

$$\text{Porcentaje de colonización} = \frac{\text{Número campos colonizados}}{\text{Número total de campos observados}} \times 100$$

Apéndice IV

Imágenes

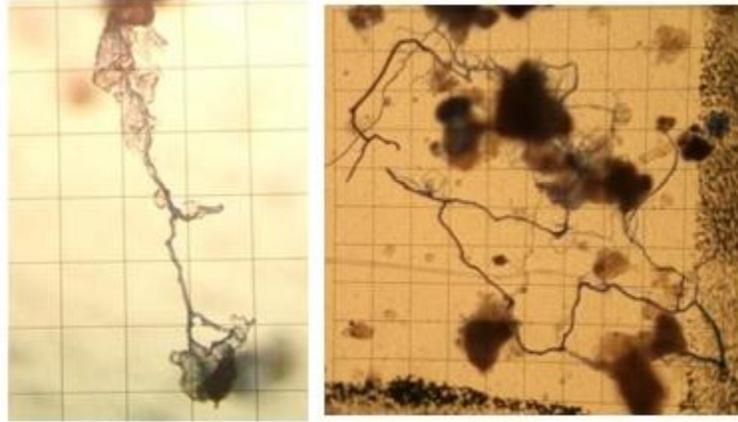


Figura A5.1. Fragmentos de micelio extraradical visto en el microscopio (20x).

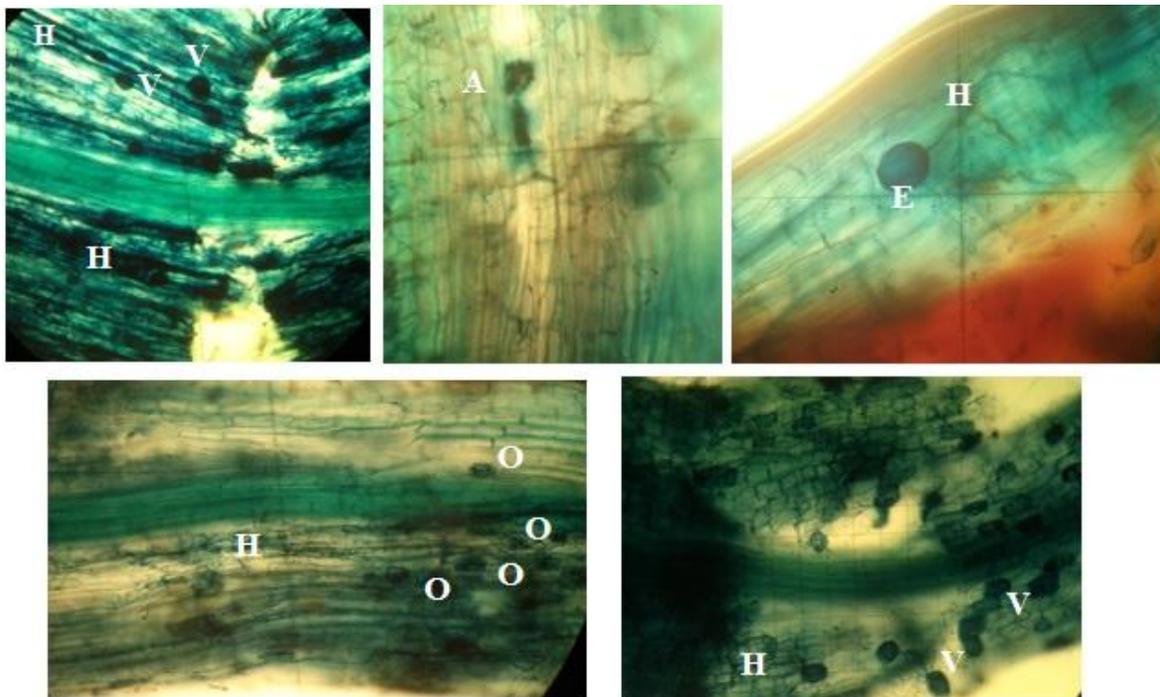


Figura A5.2. Estructuras observadas dentro de la raíz (20x): A, arbúsculo; H, hifa; O, ovillo; E, espora; V, vesícula.

Apéndice V

Lista de especies vegetales

Especies reportadas para cada sitio.

Cuyo	Río
<i>Acacia pennatula</i>	<i>Acacia pennatula</i>
<i>Bonellia flammea</i>	<i>Beaucarnea pliabilis</i>
<i>Bravaisia berlandieriana</i>	<i>Bonellia flammea</i>
<i>Bunchosia swartziana</i>	<i>Bunchosia swartziana</i>
<i>Bursera simaruba</i>	<i>Bursera simaruba</i>
<i>Caesalpinia gaumeri</i>	<i>Caesalpinia yucatanensis</i>
<i>Caesalpinia yucatanensis</i>	<i>Capparis flexuosa</i>
<i>Capparis flexuosa</i>	<i>Chrysophyllum mexicanum</i>
<i>Ceiba aesculifolia</i>	<i>Cordia alliodora</i>
<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	<i>Crossopetalum gaumeri</i>
<i>Coccoloba cozumelensis</i>	<i>Croton arboreus</i>
<i>Croton arboreus</i>	<i>Diospyros anisandra</i>
<i>Diospyros anisandra</i>	<i>Diphysa carthagenensis</i>
<i>Eugenia axillaris</i>	<i>Forchhammeria trifoliata</i>
<i>Guazuma ulmifolia</i>	<i>Guaiacum sanctum</i>
<i>Gymnopodium floribundum</i>	<i>Gymnopodium floribundum</i>
<i>Hampea trilobata</i>	<i>Hampea trilobata</i>
<i>Lonchocarpus xuul</i>	<i>Havardia albicans</i>
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	<i>Helicteres baruensis</i>
<i>Maclura tinctoria</i>	<i>Lonchocarpus xuul</i>
<i>Malpighia glabra</i>	<i>Malvaviscus arboreus</i>
<i>Manilkara zapota</i>	<i>Mimosa bahamensis</i>
<i>Metopium brownei</i>	<i>Nectandra coriacea</i>
<i>Mimosa bahamensis</i>	<i>Piscidia piscipula</i>
<i>Nectandra coriacea</i>	<i>Pithecellobium dulce</i>
<i>Phyllanthus mocinianus</i>	<i>Plumeria rubra</i>
<i>Piscidia piscipula</i>	<i>Randia longiloba</i>
<i>Pithecellobium winzerlingii</i>	<i>Senna atomaria</i>
<i>Plumeria alba</i>	<i>Talisia olivaeformis</i>
<i>Randia obcordata</i>	<i>Vitex gaumeri</i>
<i>Sabal yapa</i>	
<i>Talisia olivaeformis</i>	
<i>Thevetia gaumeri</i>	

Thrinax radiata

Trichilia hirta

Vitex gaumeri

Ziziphus yucatanensis

Literatura citada

- Amijee, F., Stribley, D.P. y Lane, P.W., 1993. The susceptibility of roots to infection by an arbuscular mycorrhizal fungus in relation to age and phosphorus supply. *New Phytologist*, 125(3), p.581-586.
- Andersen, C.P., Rygielwicz, P.T., 1991. Stress interaction and mycorrhizal plant responses: understanding carbon allocation patterns. *Environmental Pollution*, 73, p.217-244.
- Arriaga, L., Espinoza, J.M., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L. y Loa, E., 2002. Regiones Terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Asghari, H.R. y Cavagnaro, T.R., 2011. Arbuscular mycorrhizas enhance plant interception of leached nutrients. *Functional Plant Biology*, 38(3), p.219-226.
- Auge, R.M., 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*, 11, p.3-42.
- Bago, B., Azcón-Aguilar, C., Goulet, A. y Piché, Y., 1998a. Branched absorbing structures (BAS): a feature of the extraradical mycelium of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 139, p.375-388.
- Bago, B., Azcón-Aguilar, C., y Piché, Y., 1998b. Architecture and development dynamics of the external mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* grown under monoxenic conditions. *Mycologia*, 90, p.52-62.
- Balestrini, R. y Bonfante, P., 2005. The interface compartment in arbuscular mycorrhizae: a special type of plant cell wall? *Plant Biosystems*, 139, p.8-15.

- Balota, E.L., Machineski, O., Honda, C., Yada, I.F.U., Barbosa, G.M.C., Nakatani, A.S. y Coyne, M.S., 2014. Response of arbuscular mycorrhizal fungi in different soil tillage systems to long-term swine slurry application. *Land Degradation & Development*, [en línea] Disponible en: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ldr.2304/full>> [Consultado 19 julio 2014]
- Barea, J.M., Azcón, R. y Hayman, D.S., 1975. Possible synergistic interactions between *Endogone* and phosphate solubilizing bacteria in low-phosphate soils. **En:** F.E. Sanders, B. Mosse, y P.B. Tinker, eds. *Endomycorrhizas*. Londres, Reino Unido: Academic Press. pp.407-417.
- Bautista, F., Palacio, G., Páez-Bistraín, R., Carmona-Jiménez, M.E., Delgado-Carranza, C., Cantarell, W. y Tello, H., 2011. Geografía de suelos regionales: península de Yucatán. **En:** P. Krasilnikov, F.J. Jiménez-Nava, T. Reyna-Trujillo y N.E. García-Calderón, ed. *Geografía de suelos de México*. México, D.F.: La prensa de ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. pp.355-405.
- Bengough, A.G., Mullins, C.E., 1991. Penetrometer resistance and root elongation rate in two sandy loam soils. *Plant Soil*, 131, p.59-66.
- Bonfante, P. y Perotto, S., 1995. Strategies of arbuscular mycorrhizal fungi when infecting host plants. *New Phytologist*, 130, p.3-21.
- Bonfante, P., Ballestrini, R. y Mendgen, K., 1994. Storage and secretion process in the spore *Gigaspora margarita* Becker y Hall as revealed by high-pressure freezing and freeze-substitution. *New Phytologist*, 128, p.93-101.

- Brundrett, M.C. y Abbott, L.K., 2002. Arbuscular mycorrhizas in plant communities. **En:** K. Sivasithamparam, K.W. Dixon y R.L. Barrett, eds. *Microorganisms in Plant Conservation and Biodiversity*. Estados Unidos: Kluwer Academic Publishers. pp.151-193.
- Brundrett, M.C., 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil*, 32, p.37-77.
- Brundrett, M.C., Bougher, N., Dell, B., Grove, T. y Malajcuk, N., 1996. *Working with Mycorrhizas in Forestry and Agriculture*. Canberra, Australia: ACIAR Monograph.
- Camargo-Ricarde, S.L. y Esperón-Rodríguez, M., 2005. Efecto de la heterogeneidad espacial y estacional del suelo sobre la abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en el valle semiárido de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Revista Biológica Tropical*, 53(3-4), p.339-352.
- Challenger, A., y Soberón, J., 2008. Los ecosistema terrestres. **En:** J. Soberón, G. Halffter y J. Llorente-Bousquets, comp. *Capital natural de México, vol. 1: Conocimiento actual de la biodiversidad*. México: CONABIO. pp.87-108.
- Clark, R.B., Zeto, S.K. y Zobel, R.W., 1999. Arbuscular mycorrhizal fungal isolates effectiveness on growth and root colonization of *Panicum virgatum* in acid soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 31(13), p.1757-1763.
- CNA. Comisión Nacional del Agua. 2002. Determinación de la Disponibilidad de Agua en el Acuífero Península de Yucatán, Estado de Yucatán. México.

CNA. Comisión Nacional del Agua. 2006. Jefatura de Proyecto de Aguas Superficiales.
Subgerencia Regional Técnica. Gerencia Regional Península de Yucatán. México.

CONABIO, Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. 1999.
Reserva de la biosfera y otras áreas protegidas de México. [pdf] México:
Rebosán, S.A. Disponible en:
<<http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/reservasBiosfera4.pdf>> [Consultado 28 octubre 2014].

CONABIO, Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad, 2014.
Biodiversidad Mexicana, selvas secas. [en línea] Disponible en:
<<http://www.biodiversidad.gob.mx/ecosistemas/selvaSeca.html>> [Consultado 16 diciembre 2014]

CONANP, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas., 2007. *Programa de conservación y manejo reserva de la biosfera Ría Lagartos*. [pdf]. Disponible en:
<http://www.conanp.gob.mx/anp/consulta/PCM_RiaLagartos.pdf> [Consultado 29 octubre 2014].

Corkidi, L. y Rincón, E., 1997. Arbuscular mycorrhizae in a tropical sand dune ecosystem on the Gulf of Mexico. II. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of species distributed in different early successional stage. *Mycorrhiza*, 7, p.17-23.

Cruz-Paredes, C., 2013. *Cuantificación de la colonización intrarradical y extrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares en un mosaico heterogéneo en el trópico seco de Veracruz*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Cuenca, G. y Lovera, M., 2010. Seasonal variation and distribution at different soil depths of arbuscular mycorrhizal fungi spores in a tropical sclerophyllous shrubland. *Botany*, 88(1), p.54-64.
- Dickson, S., 2004. The *Arum-Paris* continuum of mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 163, p.187-200.
- Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A. y Ceballos, G., 2011. *Seasonally dry tropical forest: ecology and conservation*. Washington, Estados Unidos: Island Press.
- Dood, J.C., Boddington, C.L., Rodríguez, A., González-Chávez, C. y Mansur, I., 2000. Mycelium of Arbuscular Mycorrhizal fungi (AMF) from different genera: form, function and detection. *Plant and Soil*, 226, p.131-151.
- Duch-Gary, J., 1991. *La Conformación Territorial del Estado de Yucatán*. México: Universidad Autónoma de Chapingo.
- Entry, J.A., Rygielwicz, P.T., Watrud, L.S. y Donnelly, P.K., 2002. Influence of adverse soil conditions on the formation and function of arbuscular mycorrhizas. *Advance in Environmental Research*, 7(1), p.123-138.
- Fajardo, L., González, V., Nassar, J., Lacabana, P., Portillo, C.A., Carrasquet, F., y Rodríguez, J.P., 2005. Tropical dry forest of Venezuela: Characterization and current conservation status. *Biotropica*, 37, p. 531-346.
- Gavito, E.M. y Varela, L., 1993. Seasonal dynamics of mycorrhizal associations in maize fields under low input agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 45, (3-4), p.275-282.

- Graham, J.H., 1998. Comparative effects on phosphate (HPO_4^-) and phosphate (PO_4^{2-}) on root exudation and arbuscular mycorrhizal functioning. **En:** U. Ahonen-Jonnarth, E. Danell, P. Fransson, O. Karén, B. Lindahl, I. Rangel y R. Finlay, eds. *Second International Conference on Mycorrhiza*. Uppsala, p.73.
- Graham, J.H., Duncan, L.W. y Eissenstat, D.M., 1997. Carbohydrate allocation patterns in citrus genotypes as affected by phosphorus nutrition, mycorrhizal colonization and mycorrhizal dependency. *New Phytologist*, 135, p.335-343.
- Guadarrama, P., Álvarez-Sánchez, F.J., 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, México. *Mycorrhiza*, 8, p.267-270.
- Guadarrama, P., Castillo, S., Ramos-Zapata, J.A., Hernández-Cuevas, L.V. y Camargo-Ricalde, S.L., 2014. Arbuscular mycorrhizal fungal communities in changing environments: The effect of seasonality and anthropogenic disturbance in a seasonal dry forest. *Pedobiologia*, 57(2), p.87-95.
- Guadarrama-Chávez, P., Camargo-Ricalde, S.L., Hernández-Cuevas, L., Castillo-Agüero, S., 2007. Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 81, p.131-137.
- Harrison, M.J. y van Buuren, M.L., 1995. A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature*, 378, p.626-629.
- Hart, M.M. y Reader, R.J., 2002a. Does percent root length colonization and soil hyphal length reflect the extent of colonization for all AMF? *Mycorrhiza*, 12, p.297-301.

- Hart, M.M. y Reader, R.J., 2002b. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 153, p.335-344.
- Hart, M.M., Reader, R.J. y Klinomous, J.N., 2003. Plant Coexistence mediated by arbuscular mycorrhizal fungi. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, p.418-423.
- Hernández-Oro, L., 2013. *Diversidad y abundancia de hongos micorrizógenos arbusculares en la Selva Lacandona, Chiapas, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hodge, A., Campbell, C.D. y Fitter, A.H., 2001. An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature*, 413, p.297-299.
- Horn, R., Lebert, M., 1994. Soil compactability and compressibility. **En:** S.D. Soon, C. Ouwerkerk, eds. *Soil Compaction in Crop Production*. Amsterdam, Países Bajos: Elsevier Publishers. pp.45-69.
- Hosny, M., Gianinazzi-Pearson, V. y Dulieu, H., 1998. Nuclear DNA content of 11 fungal species in Glomales. *Genome*, 41(3), p.422-428.
- Husband, R., Herre, E.A. y Young P.W., 2002. Temporal variation in the arbuscular mycorrhizal communities colonizing seedlings in a tropical forest. *FEMS Microbiology Ecology*, 42(1), p.131-136.
- INEGI, Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2009. *Guía para la interpretación de cartografía: uso de suelo y vegetación. Escala 1:250,000 Serie III*. [pdf] México: INEGI. Disponible en:
<http://www.inegi.org.mx/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/geogra

fia/publicaciones/guias-carto/sueloyveg/1_250_III/Suelo_Vegeta.pdf> [consultado 8 septiembre 2014].

INEGI, Instituto Nacional de Estadística y geografía. 2014. Mapa digital. [en línea]

Disponible en: <<http://gaia.inegi.org.mx/mdm6/>> [Consultado 8 septiembre 2014].

Jacquelinet-Jeanmougin, J., Gianinazzi-Pearson, V., y Gianinazzi, S., 1987.

Endomycorrhizas in the Gentianaceae. II: Ultrastructural aspects of symbiont relationships in *Gentiana lutea* L. *Symbiosis*, 3, p.269-286.

Jakobsen, I., 1998. Extraction and quantification of soil hyphae. Working well for soils with up to 20% clay content. Development and function of the mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi Workshop. Uppsala, Suecia.

Jansa, J., Mozafar, A. y Frossard, E., 2003. Long-distance transport of P and Zn through the hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus in symbiosis with maize. *Agronomie*, 23, p.481-488.

Janzen, D.H., 1988. Tropical dry forests, the most endangered major tropical ecosystem.

En: E.O. Wilson, ed. *Biodiversity*. Washington, DC, Estados Unidos: National Academies Press. pp.130-137.

Jaramillo, V.J., Martínez-Yrizar, A., y Sanford, Jr., R.L., 2011. Primary productivity and

Biogeochemistry of seasonally dry tropical forest. **En:** R. Dirzo, H.S. Young, H.A. Mooney y G. Ceballos, eds. *Seasonally dry tropical forest: ecology and conservation*. Washington, Estados Unidos: Island Press. pp. 109-128.

- Jasso-Flores, I., 2010. *Determinación de la colonización intrarradical y extrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares en una selva alta perennifolia*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Jeffries, P. y Barea, J.M., 2001. Arbuscular micorriza – a key component of sustainable plant-soil ecosystems. **En:** B. Hock, ed. *The Mycota IX. Fungal Associations*. Berlin, Alemania: Springer-Verlag. pp.95-113.
- Johnson, N.C., 2010. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist*, 185, p.631-647.
- Kiers, E.T., Lovelock, C.E., Krueger, E.L. y Herre, E.A., 2000. Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling growth: implications for tropical forest diversity. *Ecology Letters*, 3(2), p.106-113.
- Klironomos, J.N. y Hart, M.M., 2002. Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza*, 12, p.181-184.
- Kruskal, J.B., 1964. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika*, 29, p.115-129.
- Lambers, H., Raven, J.A., Shaver, G.R., y Smith, S.E., 2008. Plant nutrient acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(2), p. 95-103.
- Leake, J., Johnson, D., Donnely, D., Muckle, G., Boddy, L. y Read, D., 2004. Network of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany*, 82, p.1016-1045.

- Leigh, J., Hodge, A. y Fitter, A.H., 2009. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytologist*, 181(1), p.199-207.
- Louis, I. y Lim, G., 1987. Spore density and root colonization of vesicular-arbuscular mycorrhizas in tropical soil. *Transactions of the British Mycological Society*, 88(2), p.207-212.
- Lugo, M.A., González-Maza, M.E. y Cabello, M.N., 2003. Arbuscular mycorrhizal fungi in a mountain grassland II: Seasonal variation of colonization studies, along with its relation to grazing and metabolic host type. *Mycologia*, 95, p.407-415.
- Mangan, S.A., Eom, A., Adler, G.H., Yavitt, J.B. y Herre, E.A., 2004. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi across a fragmented forest in Panama: insular spore communities differ from mainland communities. *Oecologia*, 141, p.687-700.
- Mather, P.M., 1976. *Computational methods of multivariate analysis in physical geography*. Londres, Reino Unido: J.Wiley & Sons.
- McCune, B. y Grace, J.B., 2002. *Analysis of ecological communities*. Glenden Beach, Oregon, Estados Unidos: MjM Software Design.
- McDowell, W.H., Magill, A.H., Aitkenhead-Peterson, J.A., Aber, J.D., Merriam, J.L. y Kaushal, S.S., 2004. Effects of chronic nitrogen amendment on dissolved organic matter and inorganic nitrogen in soil solution. *Forest Ecology and Management*, 196(1), p.29-41.

- McGonigle, T.P., Miller, M.H., Evans, D.G., Fairchild, G.L. y Swan, J.A., 1990. A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 115, pp.495-501.
- Merryweather, J. y Fitter, A., 1998. The Arbuscular Mycorrhizal Fungi of Hyacinthoides non-scripta. II. Seasonal and Spatial Patterns of Fungal Populations. *New Phytologist*, 138(1), p.131-142.
- Miles, L., Newton, A.C., De Fries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., y Gordon, J.E., 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33, p.491-505.
- Miller, R.M. y Jastrow, J.C., 1998. Extraction and quantification of external mycorrhizal hyphae. 2nd International Conference on Mycorrhizae. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Suecia.
- Miranda, F. y Hernández-Xoiocotzi E., 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 23, C.P. SARH. México.
[pdf] Disponible en:
<[http://www.ibiologia.unam.mx/sociedad/www/pdf/BSBM%2087/MS1018/Miranda%20y%20Hernandez-X%201963%20\(BSBM28%2029-176\)%20sobretiro-e%20.pdf](http://www.ibiologia.unam.mx/sociedad/www/pdf/BSBM%2087/MS1018/Miranda%20y%20Hernandez-X%201963%20(BSBM28%2029-176)%20sobretiro-e%20.pdf)> [Consultado 12 noviembre 2014]
- Montaño, N.M., Alarcón, A., Camargo-Ricalde, S.L., Hernández-Cuevas, L.V., Álvarez-Sánchez, J., González-Chávez, M.C.A., Gavito, M.E., Sánchez-Gallen, I., Ramos-Zapata, J. y Guadarrama, P., 2012. Research on arbuscular mycorrhizae in Mexico: an historical synthesis and future prospects. *Symbiosis*, 57(3), p.111-126.

- Moreira-Souza, M., Trufem, A.F.B., Gomes-da-Costa, S.M. y Cardoso, E.J.B.N., 2003. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Acaucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Mycorrhizal*, 13, p.211-215.
- Norma oficial mexicana NOM-021-SEMARNAR-2000 que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos, estudio, muestreo y análisis. 2002. [pdf] México: Secretaría del medio ambiente y recursos naturales. Disponible en: <<http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/3335/1/nom-021-semarnat-2000.pdf>> [Consultado 18 junio 2014].
- Núñez-Castillo, O. y Álvarez-Sánchez, F.J., 2003. Arbuscular mycorrhizae of the palm *Astrocaryum mexicanum* in disturbed and undisturbed stands of a Mexican tropical forest. *Mycorrhiza*, 13, p.271-276.
- Oehl, F. Sieverding, E., Palenzuela, J., Ineichenm K. y Alves da Silva, G., 2011. Advances in *Glomeromycota* taxonomy and classification. *IMA fungus*, 2(2), p.191-199.
- Öpik M., Moora, M., Lira, J. y Zobel, M., 2006. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology*, 94(4), p.778-790.
- Phillips, J.M. y Hayman, D.S., 1970. Improved procedures for clearing roots and staining vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society*, 55, p.158-161.
- Ramos-Zapata, J.A., Guadarrama, P., Navarro-Alberto, J y Orellana, R., 2011. Arbuscular mycorrhizal propagules in soils from a tropical forest and an abandoned cornfield

- in Quintana Roo, México: visual comparison of most-probable-number estimates. *Mycorrhiza*, 21, p.139-144.
- Rillig, M.C., Allen, M.F. y Field, C.B., 1999. Soil biota responses to long-term atmospheric CO₂ enrichment in two California annual grasslands, *Oecologia*, 119, p.572-577.
- Rillig, M.C., Wright, S.F., Shaw, M.R. y Field, C.B., 2002. Artificial climate warming positively affects arbuscular mycorrhizae but decreases soil aggregate water stability in an annual grassland. *Oikos*, 97, p.52-58.
- Rosendahl, S. y Stukenbrock, E.H., 2004. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in undisturbed vegetation revealed by analyses of LSU rDNA sequences. *Molecular Ecology*, 13, p.3179-3186.
- Sánchez de Prager, M., Posada-Almanza, R., Velásquez-Pomar, D. y Narváez-Castillo, M., 2010. Metodología básica para el trabajo con micorriza arbuscular y hongos formadores de micorriza arbuscular. Taller de Publicaciones. Divulgación académica y Cultural. Universidad Nacional de Colombia. Sede Palmira, Colombia.
- Sanders, F.E., Tinker, B.P., Black, R.L.B., y Palmerly, S.M., 1977. The development of endomycorrhizal root systems. I: Speed of infection and growth-promoting effects with four species of vesicular–arbuscular endophyte. *New Phytologist*, 78, p.257-268.
- Schachtman, D., Reid, R.J. y Aylig, S.M., 1998. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiology*, 116(2), p.447-453.

- Schüßler, A., Schwarzott, D., Walker, C., 2001. A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: phylogeny and evolution. *Mycological Research*, 105(12), p.1413-1421.
- Serrano-Ysunza, A.A., 2012. *Análisis de la colonización y producción de la micorriza arbuscular en dos especies de árboles en una selva húmeda*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Smith, F.A. y Smith, S.E., 1990. Solute transport at the interface: ecological implications. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 28, p.475-478.
- Smith, F.A. y Smith S.E., 1997. Structural diversity in (vesicular)-arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 137, p.373-388.
- Smith, S.E. y Read, D.J., 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. 3ra edición. Inglaterra: Academic Press.
- Smith, S.E. y Smith, F.A., 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystems scales. *Annual review of plant biology*, 62, p.227-250.
- Smith, S.E., Smith, F.A., 2012. Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia*, 104(1), p.1-13.
- Staddon, P.L., 1998. Insights into mycorrhizal colonization at elevated CO₂: a simple carbon partitioning model. *Plant and Soil*, 205, p.171-180.
- Sutton, J.C. y Baron, G.L., 1972. Population dynamics of *Endogone* spores in soil. *Canadian Journal of Botany*, 50(9), p.1909-1914.

- Tinker, P.B.H. y Nye, P.H., 2000. *Solute movement in the rhizosphere*. Oxford, Reino Unido: Oxford University Press.
- Trejo, I., Dirzo, R., 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in México. *Biological Conservation*, 94(2), p.133-142.
- Trejo, I., y Dirzo, R., 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 11, p.2063-2084.
- Valdés, C., Bourillón, L., Cervantes, M., Chavarría, E., Gutiérrez, J., Muñoz, M., Oriza, A. y Tordesillas, M., 1992. *Programa Conceptual de Manejo de la Reserva Especial de la Biosfera Ría Lagartos*. México: ITESM-Campus Guaymas.
- van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. y Sanders, I.R., 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396, p.69-72.
- Van der Putten, W.H., Anderson, J.M., Bardgett, R.D., Behan-Pelletier, V., Bignell, D.E., Brown, G.G., Brown, V.K., Brussaard, L., Hunt, H.W., Ineson, P., Jones, T.H., Lavelle, P., Paul, E.A., St. John, M., Wardle, D.A., Wojtowicz, T. y Wall, D.H., 2004. The sustainable delivery of goods and services provided by soil biota. **En:** D.H. Wall, ed. *Sustaining Biodiversity and Ecosystem Services in Soil and Sediments*. Washington, DC: Island Press. pp.15-43.
- Varela, L. y Trejo, D., 2001. Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. *Acta Zoológica Mexicana Número Especial*, 1, p.39-51.

- Walder, F., Niemann, H., Natarajan, M., Lehmann, M.F., Boller, T. y Wiemken, A., 2012. Mycorrhizal Networks: Common goods of plants shared under unequal terms of trade. *Plant Physiology*, 159(2), p.789-97.
- Wall, D.H., 2004. *Sustaining Biodiversity and Ecosystem Services in Soils and Sediments*. Washington, DC: Island Press.
- Wardle, D.A., Brown, V.K., Behan-Pelletier, V., St. John, M., Wojtowicz, T., Brussaard, L., Hunt, H.W., Paul, E.A., y Wall, D.H., 2004. Vulnerability to global change of ecosystem goods and services driven by soil biota. **En:** D.H. Wall, ed. *Sustaining Biodiversity and Ecosystem Services in Soil and Sediments*. Washington, DC: Island Press. pp. 101-136.
- Wright, S.F. y Upadhyaya, A., 1998. A survey of soils aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 198, p.97-107.
- Zhu, Y.G. y Miller, R.M., 2003. Carbon cycling by arbuscular mycorrhizal fungi in soil-plant systems. *Trends in Plant Science*, 8, p.407-409.