



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Análisis de la comunidad de hongos  
micorrizógenos arbusculares en el Morro de  
la Mancha, Veracruz, México**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGA**

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

**ANA CARLA MÁRQUEZ HERNÁNDEZ**



**DIRECTOR DE TESIS:  
Dra. Irene Sánchez Gallen**

**2015**

**Ciudad Universitaria, D. F.**



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 de la alumna

Márquez  
Hernández  
Ana Carla  
67316367  
Universidad Nacional Autónoma de  
México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
30720518-8

### 2. Datos del tutor

Dra.  
Irene  
Sánchez  
Gallen

### 3. Datos del sinodal 1

Dr.  
Francisco Javier  
Álvarez  
Sánchez

### 4. Datos del sinodal 2

Dra.  
Silke  
Cram  
Heydrich

### 5. Datos del sinodal 3

Dra.  
Rosalva  
García  
Sánchez

### 6. Datos del sinodal 4

Dra.  
María del Rocío  
Vega  
Frutis

### 7. Datos del trabajo escrito

Análisis de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en el Morro de la Mancha, Veracruz,  
México.  
91 p.  
2015

## **Agradecimientos**

A la Universidad Nacional Autónoma de México

A la Facultad de Ciencias

A la M. en C. Laura Hernández Cuevas por la identificación de las especies de HMA reportadas en esta tesis.

A la M. en C. Laura Patricia Olguín Santos por el apoyo brindado en el invernadero.

A los sinodales del jurado integrado por el Dr. Javier Álvarez Sánchez, la Dra. Silke Cram Heydrich, la Dra. Irene Sánchez Gallen, la Dra. Rosalva García Sánchez y la Dra. María del Rocío Vega Frutis, gracias por los comentarios y aportaciones en la realización de esta tesis.

Al proyecto de CONACYT-CB2010/152457 “Estructura de la vegetación y dinámica de la regeneración forestal en un mosaico heterogéneo con condiciones edáficas y topográficas contrastantes en el trópico seco del centro de Veracruz”, realizado conjuntamente con el INSTITUTO DE ECOLOGIA A.C.

## **Agradecimientos personales**

A mis padres por todo el esfuerzo, el apoyo y el amor.

A mis hermanos, Daniel y Alonso, que con facilidad hacían que me olvidara de la tesis, lo cual en ciertos momentos era necesario. Pero también por todo el apoyo y los momentos que compartimos en la mesa “trabajando”.

A Luis, por el día a día de toda la carrera (literal), por la inmensa paciencia y apoyo cuando enloquecía y por todo el amor que hicieron cada día más ameno.

A la Dra. Irene Sánchez, por la asesoría en la realización de esta tesis, por ayudarme en los análisis estadísticos y siempre que lo necesitaba.

Al Dr. Javier Álvarez por abrirme las puertas del laboratorio y por todo el apoyo brindado durante todos estos años.

A la Dra. Guadalupe Barajas por la asesoría brindada en estadística y por su amistad.

A Maira, Karla y Juan Carlos por todos los buenos y divertidos momentos y por echarme porras con la tesis.

A mis amigos del lab, Sally, Dulce Ixtzul, Lilian, Sabina, Irma, Manuel, Eduardo, Diana, Carla y Nacho por hacer la estancia en el laboratorio divertida y tranquila.

A mis amigas Moni y Karen, por su amistad y apoyo, pero ¿adivinen qué? ... “La Tesis” ya no será tema de conversación en el café.

A mis amigos Montse, Fátima, Ale, Sandra, Toño, Vicente, Sebas y Marco por los gratos momentos y recuerdos que quedan en la biblioteca, cafetería, salones y pasillos de la facultad.

A toda mi familia, por apoyarme pero sobre todo por consentirme.

## ÍNDICE

<b>Resumen</b>	<b>1</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>2</b>
<b>1.1. Aspectos generales de los hongos micorrizógenos arbusculares.</b>	<b>4</b>
<i>1.1.1 Desarrollo de la asociación</i>	<i>4</i>
<b>1.2 Esporas</b>	<b>5</b>
<i>1.2.1 Abundancia</i>	<i>6</i>
<b>1.3 Riqueza y composición de las comunidades de HMA</b>	<b>7</b>
<b>1.4 Distribución de los HMA</b>	<b>7</b>
<b>1.5 Factores abióticos</b>	<b>8</b>
<i>1.5.1 Estacionalidad</i>	<i>8</i>
<i>1.5.2 Temperatura y humedad del suelo</i>	<i>8</i>
<i>1.5.3 Disturbio</i>	<i>9</i>
<i>1.5.4 Propiedades físico-químicas del suelo</i>	<i>10</i>
<b>1.6 Factores bióticos</b>	<b>13</b>
<b>2. ANTECEDENTES</b>	<b>15</b>
<b>2.1 Estudios sobre riqueza y abundancia de HMA</b>	<b>15</b>
<b>2.2 Estudios enfocados en los factores ambientales y su relación con la comunidad de HMA</b>	<b>17</b>
<b>3. OBJETIVOS</b>	<b>18</b>
<b>3.1 General</b>	<b>18</b>
<b>3. 2 Particulares</b>	<b>18</b>
<b>4. HIPÓTESIS</b>	<b>19</b>
<b>5. MÉTODO</b>	<b>20</b>

<b>5.1 Sitio de estudio</b>	<b>20</b>
5.1.1 <i>Clima</i>	21
5. 1.2 <i>Tipo de suelo</i>	21
5.1. 3 <i>Vegetación</i>	21
<b>5. 2 Muestreo</b>	<b>22</b>
<b>5.3 Laboratorio</b>	<b>22</b>
5. 3. 1 <i>Extracción de esporas</i>	22
5. 3. 2 <i>Determinación taxonómica de las esporas</i>	22
5. 3. 3 <i>Análisis del suelo</i>	23
<b>5. 4 INVERNADERO</b>	<b>24</b>
5.4.1 <i>Macetas de propagación</i>	24
<b>6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO</b>	<b>25</b>
<b>7. RESULTADOS</b>	<b>27</b>
<b>7.1 Diversidad de HMA</b>	<b>27</b>
<b>7.2 Riqueza y composición de HMA</b>	<b>30</b>
<b>7.4 Abundancia de esporas</b>	<b>32</b>
<b>7.5 Frecuencia de especies de HMA.</b>	<b>36</b>
<b>7.6 Índice de Shannon-Wiener</b>	<b>36</b>
<b>7.7 Curvas de acumulación de especies</b>	<b>37</b>
<b>7.8 Relaciones entre la riqueza, abundancia de esporas y diversidad con las propiedades físico-químicas del suelo</b>	<b>41</b>
<b>7.9 Análisis de clasificación</b>	<b>50</b>
7.9.1 <i>Grupos en función de las variables edáficas</i>	50
7.9.2 <i>Grupos en función de las especies de HMA</i>	59

<b>7.10 Análisis de Correlación Canónica (ACC)</b>	<b>63</b>
<b>8. DISCUSIÓN</b>	<b>68</b>
<b>8.1. Riqueza y composición</b>	<b>68</b>
<b>8.2. Abundancia de esporas</b>	<b>70</b>
<b>8.3. Diversidad.</b>	<b>75</b>
<b>8.4. Interrelación HMA-variables edáficas</b>	<b>76</b>
<b>9. CONCLUSIONES</b>	<b>79</b>
<b>10. LITERATURA CITADA</b>	<b>80</b>
<b>ANEXO 1</b>	<b>90</b>
<b>Extracción de esporas</b>	<b>90</b>
<b>Montaje de esporas en preparaciones fijas</b>	<b>91</b>

## Resumen

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) forman parte de la microbiota del suelo y establecen una relación mutualista con muchas especies vegetales que puede tener repercusiones desde el nivel individual hasta ecosistémico, su distribución está determinada por variables abióticas y bióticas que tienen diferente importancia relativa dependiendo del ambiente en el que se desarrollan. Dada la relación tan estrecha entre HMA y plantas, entender cómo responden estos hongos a dichos factores ambientales es fundamental para contribuir al conocimiento del desarrollo de las especies vegetales y el mantenimiento de sus comunidades a lo largo del tiempo. El objetivo principal fue analizar la distribución de los HMA en un mosaico ambiental heterogéneo. La zona de estudio se ubica en El Morro de la Mancha, Veracruz, donde se seleccionó de manera aleatoria 40 cuadros de 1 x 1 m, en un área de 20 ha, que abarcaba diferentes tipos de vegetación; por cuadro se colectó una muestra compuesta de suelo de 2 kg, en la temporada de lluvias y de secas. De cada muestra compuesta se separaron las esporas de HMA para su identificación y cuantificación y se obtuvo el pH, textura y % de materia orgánica además de la concentración de  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_4^+$  y K del suelo. En total se registraron 35 especies de HMA, distribuidas en 11 géneros, destacándose *Glomus minutum* por su abundancia y *Funneliformis geosporus* por su frecuencia. La abundancia de esporas no fue diferente significativamente entre temporadas y la curva de acumulación de especies sí alcanzó la asíntota a las 36 muestras. La riqueza de especies para ambas temporadas fue de 29 con seis especies exclusivas cada una y el índice de diversidad de Shannon fue de 2.45. Así mismo, las 80 muestras se agruparon en ocho grupos en función de su composición de especies, y dichos grupos presentaron diferencias significativas en términos de la textura, % MO y su concentración de  $\text{NO}_3^-$ . Por otro lado, se encontró que las variables abióticas explicaron el 10.9% de la composición de especies de HMA. Este resultado indica que las variables edáficas al igual que el tipo de vegetación no logran explicar la distribución de los HMA, sugiriendo que son diversos los factores que pueden influir en la comunidad de HMA como la temperatura y humedad del suelo, ciclo de vida del hongo, la absorción diferencial de recursos así como los cambios en el ambiente del hospedero.

## **1. INTRODUCCIÓN**

La microbiota del suelo es una parte fundamental de los ecosistemas debido al papel que desempeña en la regulación de los ecosistemas terrestres, influyendo en la productividad, diversidad y estructura de las comunidades vegetales (Martínez y Pugnaire, 2009). Como parte de esta microbiota se encuentran los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), cuya asociación con las plantas se conoce como micorriza arbuscular (MA).

Los HMA son el grupo de hongos mutualistas más ampliamente distribuido dentro de las plantas terrestres (briofitas, pteridofitas, gimnospermas y angiospermas) se encuentran asociados con un poco más del 80% de las plantas y conforman el phylum Glomeromycota, un grupo monofilético que divergió del mismo ancestro común de Ascomycota y Basidiomycota (Bonfante y Genre, 2010). Su origen y evolución están directamente relacionados con el de las plantas terrestres. Remy *et al.* (1994) señalan que las primeras plantas que aún no tenían raíces verdaderas ya eran colonizadas por hifas y formaban vesículas y arbusculos similares a los actuales.

La MA es una interacción mutualista, relativamente específica en donde ambas partes se ven beneficiadas (Harrison, 1998). La importancia de los HMA radica en que pueden proveer resistencia a patógenos, aportar nutrimentos limitantes como el N, P, Cu y Zn y agua a las plantas en un intercambio por carbono (Allen, 1991; van der Heijden, 2008), el cual es utilizado para el crecimiento y mantenimiento de los hongos (Toljander *et al.*, 2007). Las condiciones del suelo como la temperatura y humedad, la disponibilidad de nutrientes, la comunidad de microorganismos y el grado de disturbio del suelo son factores que tienen repercusión sobre la cantidad de carbono que transfieren los hongos a su planta hospedera (Simard *et al.*, 2012). En general los hongos pueden consumir hasta el 30% del carbono (Drigo *et al.*, 2010). Los HMA influyen en el establecimiento de las plantas (Olivera-Morales *et al.*, 2011), en la competencia por recursos, en la diversidad y en los procesos de sucesión en las comunidades vegetales (Nara, 2006).

Estos hongos son simbioses obligados, no son capaces de obtener su fuente de energía más que de las plantas con las que se asocian y las plantas, por su parte, no son claramente dependientes o

independientes dado que su respuesta a la micorrización puede estar ligada a la historia de vida que tengan (Janos 1980; Siqueira *et al.*, 2001) o a factores abióticos tales como las propiedades físico-químicas del suelo.

La estructura de la comunidad de HMA puede ser determinante para la estructura de la vegetación, de tal forma que a mayor diversidad y riqueza de HMA, se promoverá una mayor diversidad y riqueza vegetal (van der Heijden *et al.*, 1998; Kernaghan 2005). En contraste, en algunos casos los HMA pueden reducir la diversidad vegetal, especialmente en ecosistemas donde las especies vegetales sean dominantes y dependientes de los HMA (van der Heijden, 2008). A su vez, la composición fúngica y número de esporas pueden estar ligadas a la composición y abundancia vegetal pero también a varias propiedades del suelo como su pH (Sieverding 1991; Moreira *et al.*, 2007), concentración de macro y micronutrientes, textura (Day *et al.*, 1987) y porcentaje de materia orgánica (Bedini *et al.*, 2009).

El estudio de los factores abióticos y su relación con los HMA es importante ya que éstos influyen de manera directa e indirecta en las comunidades vegetales y microbianas del suelo y éstas se encuentran directamente relacionadas con diferentes procesos ecosistémicos (Rillig, 2004).

## 1.1. Aspectos generales de los hongos micorrizógenos arbusculares.

### 1.1.1 Desarrollo de la asociación

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) deben su nombre a que, en el interior de las células corticales de la raíz desarrollan una estructura en forma de árbol llamada “arbúsculo” que es la estructura de intercambio de nutrientes entre la planta y el hongo (Kobae y Hata, 2010). El crecimiento y desarrollo de los HMA es rápido y dinámico, en general, su ciclo de vida se puede dividir en diferentes etapas (Fig. 1). El ciclo comienza con la germinación de las esporas que consiste en el crecimiento del tubo germinal promovido por los exudados de las raíces cercanas (Sbrana y Giovanneti, 2005). Sin embargo, las esporas no son los únicos propágulos, también lo son fragmentos de raíces o hifas. Se forman aporosorios en puntos de contacto específicos de las células de la raíz y comienza la colonización que es cuando las hifas infectivas entran en contacto con la raíz (Willis *et al.*, 2013). Posteriormente, se lleva a cabo la producción de micelio extrarradical, que se va a extender por la rizósfera formando una red que interconecta diferentes sistemas radicales con las hifas (anastomosis), promoviendo el flujo de agua y de nutrientes (Montaño *et al.*, 2008). Finalmente, el ciclo de vida se completa con la producción de esporas.

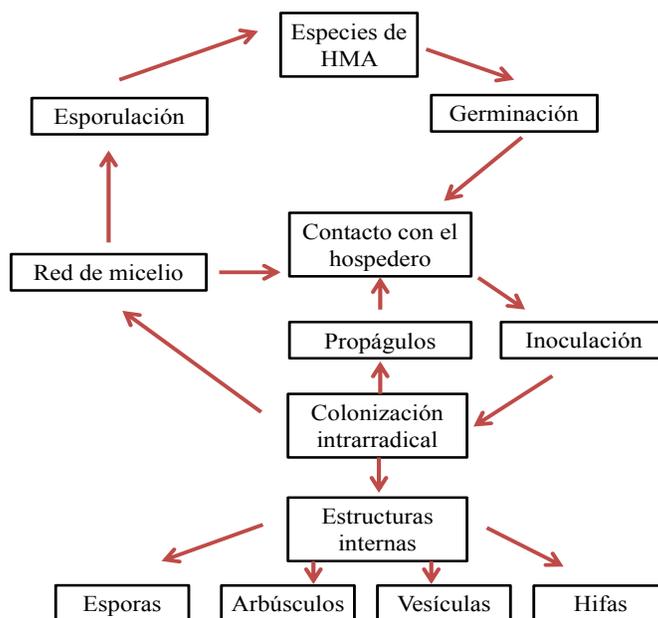


Figura 1. Esquema general del ciclo de vida de los HMA (tomado y modificado de Willis *et al.*, 2013)

## **1.2 Esporas**

Las esporas son la única fase independiente de los HMA, son estructuras de almacenaje y de propagación de los HMA, resistentes a diferentes condiciones ambientales, tales como la disminución de la humedad en el suelo (Bonfante *et al.*, 1994). Se caracterizan por presentar varias paredes celulares y su tamaño varía desde las pequeñas (<40  $\mu\text{m}$ ) hasta las más grandes (>800  $\mu\text{m}$ ). Son multinucleadas, es decir, pueden contener cientos o miles de núcleos que pueden ser o no genéticamente similares. Se forman de manera asexual y se pueden encontrar en el suelo en forma de esporocarpos o individualmente (Sjöberg *et al.*, 2004).

Durante mucho tiempo las esporas han sido las estructuras utilizadas para distinguir entre especies (Chaudhary *et al.*, 2008). Las especies de HMA se han clasificado con base en caracteres morfológicos que presentan las esporas. Los parámetros taxonómicos más importantes son:

- a) Esporocarpo, ocurrencia, forma, color y tamaño
- b) Ocurrencia del peridio y sus características
- c) Color, forma y tamaño de las esporas
- d) Número, color, grosor y ornamentación de las paredes de las esporas
- e) Hifas de adhesión, forma y tipo de las oclusiones
- f) Reacción al colorante Meltzer (Giovannetti y Gianinazzi, 1994).

Actualmente, se han desarrollado diferentes técnicas moleculares que aportan información sobre la identificación de especies de HMA a partir de esporas, micelio intra- y extrarradical. Algunas de estas técnicas utilizan las secuencias del RNA ribosomal (Rosendahl, 2008).

### **1.2.1 Abundancia**

Es importante considerar que la mayoría de los estudios de diversidad de HMA, consideran a las esporas como una medida directa de los individuos de cada especie. Sin embargo, el concepto de individuo en los hongos no está claramente definido y las esporas no son realmente individuos, aunque sí ofrecen una medida indirecta de la predominancia de una especie con respecto a otra (Chaudhary *et al.*, 2008). La producción de esporas puede ser una señal de la competencia entre hongos, ya que se ha reportado que la abundancia de esporas disminuye cuando son inoculadas varias especies de HMA en un mismo sitio, mientras que cuando se inocula una sola especie su abundancia siempre es mayor (Leckberg *et al.*, 2007). Sin embargo, también puede ser señal de complementariedad funcional entre especies, por ejemplo, Cavagnaro *et al.* (2005) demostraron que la absorción de P es diferente en tres especies de HMA dependiendo de la cercanía del recurso a la raíz. Por otra parte, al analizar los patrones de abundancia de las especies dominantes en 32 estudios, Dumbrell *et al.* (2010) encontraron que la especie más dominante es 3.5 veces más abundante que la segunda especie y 5.6 veces más que la tercera. De manera general, la especie más dominante representa alrededor del 40% de la abundancia total.

La abundancia de esporas puede depender de diferentes factores entre ellos: la tasa de esporulación de cada especie, ya que hay especies que producen menos esporas que otras en un mismo tiempo determinado (Rosendahl, 2008), de los periodos de inactividad y condiciones necesarias para la germinación (Bever *et al.*, 2001) de la planta hospedera (Bever *et al.*, 1996; Eom *et al.*, 2010; Zerihun *et al.*, 2013), de factores edáficos (Antoninka *et al.*, 2011; Escudero y Mendoza, 2004; Yang *et al.*, 2011; Peña-Venegas *et al.*, 2007 ) y de la estacionalidad (Gemma *et al.*, 1989; Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999).

Algunos otros factores que pueden estar relacionados con las diferencias en número de esporas son la morfología y exudados de la raíz, así como nódulos fijadores de nitrógeno (Camargo *et al.*, 2005). La abundancia de esporas también se ve afectada por la dinámica de la comunidad fúngica, en términos de los depredadores o consumidores, en un estudio realizado por Todd (1996) reportó que los nemátodos que se encuentran en el suelo, se alimentan de manera preferente de las hifas de HMA.

### **1.3 Riqueza y composición de las comunidades de HMA**

Hasta el momento se han descrito morfológicamente cerca de 250 especies representadas en 18 géneros distribuidos en nueve familias (Redecker *et al.*, 2013). Algunos autores reconocen menos especies, ya que mencionan que algunas descripciones pueden ser sinónimos (Rosendahl, 2008). Asimismo, Öpik *et al.* (2006) al comparar varios estudios de HMA encontraron que el promedio de especies en una comunidad varía de 1 a 29 especies. Por ejemplo, el número de especies fluctúa entre 59 especies para la Amazonía brasileña (Stürner y Siqueira, 2011) hasta 16 en pastizales de EUA (Eom *et al.*, 2010), pasando por sabanas (Landis *et al.*, 2004), bosques tropicales y pastizales (Picone, 2000).

En cuanto a los géneros con mayor número de especies registradas en diferentes comunidades se encuentran *Glomus* y *Acaulospora*, por ejemplo, en Tehuacán (Camargo *et al.*, 2005), en China (Gai *et al.*, 2006; Sun *et al.*, 2013), en suelos arables (Land y Schonbeck, 1991) y en bosque tropical (Picone, 2000). Sin embargo, los datos de riqueza de una comunidad se pueden ver sesgados por falta de información de aquellas especies que no producen esporas.

### **1.4 Distribución de los HMA**

Chaudhary *et al.* (2008) han establecido que tanto los factores externos como las propiedades intrínsecas de un organismo (por ejemplo, ciclo de vida) determinan la distribución de las especies. De manera que los factores que influyen en la distribución de las especies de HMA se pueden separar en dos categorías: 1) los factores abióticos y 2) los factores bióticos. Los factores abióticos que se mencionan a continuación son estacionalidad, temperatura y humedad del suelo, disturbio y las propiedades físico-químicas del suelo. Mientras que los factores bióticos hacen referencia a la comunidad vegetal en relación con la de HMA.

## **1.5 Factores abióticos**

### ***1.5.1 Estacionalidad***

La temporada del año tiene repercusión sobre la disponibilidad de agua y recursos en el suelo, de manera que las comunidades son susceptibles a estos cambios. Varios estudios han analizado el efecto de la estacionalidad y concluyen que sí repercute en cambios en la abundancia de esporas, riqueza y composición de las comunidades de HMA.

Escudero y Mendoza (2004) estudiaron los efectos de la variación estacional en la comunidad de HMA en pastizales; en donde para la temporada de secas reportan la mayor abundancia de esporas. Hawkes *et al.* (2011) también observaron que hay cambios en la composición y abundancia dependiendo de la precipitación, cuando ésta es baja la comunidad es más diversa y abundante, y si hay un incremento en la precipitación, disminuye la diversidad y la abundancia. Sin embargo, en otros sistemas (valle semiárido) la mayor abundancia de esporas se registró en la temporada de lluvias (Camargo *et al.*, 2005). Existen algunos estudios que caracterizan el comportamiento de algunas especies de HMA ante estos cambios temporales, por ejemplo, *Acaulospora scrobiculata* registra su mayor abundancia de esporas en el mes de octubre, mientras que *Scutellospora pellucida* puede presentar dos periodos de máxima esporulación (agosto-octubre y febrero-mayo). También se ha observado que el periodo de esporulación está vinculado con la actividad de la planta hospedera, cuando *A. scrobiculata* esporuló la planta hospedera se encontraba en su periodo de menor de actividad, a comparación de *S. pellucida* cuyo periodo máximo de esporulación coincide con el crecimiento de la planta (Gemma *et al.*, 1989). Algunos hongos esporulan al terminar la primavera mientras que otros lo hacen al finalizar el verano, es decir, al inicio o fin de la temporada de lluvias.

### ***1.5.2 Temperatura y humedad del suelo***

Algunas especies de HMA son sensibles a cambios en la temperatura y humedad del suelo y por lo mismo pueden regular la presencia o ausencia de dichas especies. Se sugiere que con un intervalo de humedad de suelo determinado (15-20%), los hongos tienen igual capacidad de competencia para colonizar las raíces de las plantas, sin embargo, cuando las condiciones

ambientales se encuentran en los extremos (sequía o inundación), serán estas condiciones las que determinen la diversidad (Deepika y Kothamasi, 2014). Por ejemplo, las especies de *Glomus* son más sensibles a la desecación que las especies de los géneros de *Gigaspora* y *Scutellospora*. La cantidad de agua presente en el suelo también afecta la germinación de las esporas, cuando los valores del potencial hídrico se encuentran entre los -0.50 y -2.20 MPa, ésta se inhibe. De manera que los ciclos de humedad y de sequía, afectan la supervivencia y germinación de los HMA (Giovannetti *et al.*, 2010).

Por otro lado, se ha reportado que la temperatura favorable para la presencia de *Glomus* es de 14 a 22 °C en comparación con *Scutellospora* y *Gigaspora*, que predominan en suelos con temperaturas entre los 25 y 35 °C (Blaszkowski, 1994). Land y Schonbeck (1991) también reportaron que la colonización durante la primavera no se promueve hasta que el suelo alcanza la temperatura de 5°C, que también es la temperatura crítica para la germinación de las esporas y en suelos arenosos se alcanzan los 12 °C tres semanas antes que suelos con mayor proporción de arcillas y limo.

Kivlin *et al.* (2011) mencionan que sí existe una relación entre la humedad y temperatura del suelo con la distribución de los HMA, y como prueba de ello las especies de HMA se encuentran en diferentes ecosistemas que abarcan desde zonas templadas y frías así como áridas y húmedas.

### **1.5.3 Disturbio**

Cuando un sistema natural es afectado por algún disturbio (deforestación, contaminación, incendio, remoción de suelo, etc.) hay una repercusión directa sobre las propiedades edáficas y, por ende, hay efectos sobre las comunidades de HMA (Willis *et al.*, 2013). Jasper *et al.* (1989) determinaron que algún disturbio físico entre los 0 y 30 cm del suelo puede afectar de manera drástica el potencial de inóculo (capacidad de los propágulos de formar la asociación micorrízica con las raíces de las plantas de un suelo determinado), dado que la red de micelio es fragmentada, influyendo de manera directa en la abundancia de esporas y riqueza de HMA. Por otra parte, Cuenca *et al.* (1998) encontraron en áreas recién quemadas mayor abundancia de esporas pero menor diversidad, comparado con las áreas sin disturbio donde la diversidad fue

mayor. A su vez, hay familias de HMA que son más vulnerables, por ejemplo, en el caso de la familia Gigasporaceae, los suelos cultivados son muy perjudiciales y tienen un impacto negativo sobre la abundancia de esporas (Picone, 2000). Sin embargo, en estos mismos suelos se ha reportado que predomina el género *Glomus* mientras que otros géneros como *Acaulospora* y *Scutellospora* se encuentran en menor proporción (Vestberg *et al.*, 2011).

#### **1.5.4 Propiedades físico-químicas del suelo**

Respecto a las propiedades físico-químicas del suelo, son varios los estudios que concluyen que son determinantes para la distribución de las comunidades de HMA.

En relación al pH, diferentes intervalos pueden favorecer la presencia de ciertas especies, por ejemplo, *Glomus mosseae* se encuentra en suelos con valores mayores a 5.5 mientras que *Entrophospora colombiana* predomina en suelos con valores de pH por debajo de 5.5 (Sieverding, 1991); en este mismo sentido las especies pertenecientes a la familia Acaulosporaceae predominan en suelos ácidos (Moreira *et al.*, 2007).

Oehl *et al.* (2010), en un estudio realizado en pastizales, reportaron que existe una relación entre el pH del suelo y la riqueza de géneros de HMA así como con la densidad relativa de esporas de *Glomus*. Ellos encontraron una relación negativa con la riqueza y una relación positiva con la abundancia de esporas de *Glomus*. En otro estudio, en campos de cultivo de caña, también concluyen que el pH es el principal componente de estructuración de la comunidad de HMA ya que hubo una correlación positiva con la composición de la comunidad y que además se distribuye a lo largo de un gradiente de pH (Gi-Hong *et al.*, 2008).

En cuanto al fósforo y el nitrógeno, se puede mencionar que el fósforo por naturaleza es muy poco soluble, generalmente se encuentra inmóvil en el suelo, a diferencia del N que es muy accesible (Brady y Weil, 2001). Como el P no se encuentra disponible en el suelo tan fácilmente, las plantas a través de las raíces buscan tener acceso a él. En general, se asume que una planta que crece con P limitante tiene que invertir en el crecimiento de sus raíces o asignar carbohidratos a los HMA para adquirir más P (Landis *et al.*, 2008). De manera que, en gran

medida la respuesta de los HMA está en función de la concentración y disponibilidad de N o P en el suelo. Son varios los estudios que han analizado esta relación. En experimentos llevados a cabo en monocultivos, se ha observado que cuando se agrega N al suelo con bajos niveles de P, hay una reducción en la abundancia de esporas (Antoninka *et al.*, 2011). En una estepa en China, el N total se correlacionó positivamente con el número de esporas, lo que indica que un incremento en el N del suelo promoverá la esporulación de los HMA (Bai *et al.*, 2013). En regiones áridas en China, el carbono presente en el suelo y el nitrógeno total disminuyen a lo largo de un gradiente de aridez y también decrece la densidad de esporas (Yang *et al.*, 2011). A su vez, la riqueza de especies de HMA incrementa en suelos con alto contenido de N, arena y limo (Landis *et al.*, 2004). Referente a la composición de las comunidades de HMA, Land y Schonbeck (1991) reportaron que en suelos con alto contenido de N, P y K se encuentran especies pertenecientes al género *Glomus*, mientras que en sitios con escasez de nutrientes predominaron las especies pertenecientes a los géneros *Scutellospora*, *Acaulospora* y *Gigaspora*.

En cuanto a la forma del N que pueden transferir los HMA, Hodge y Fitter (2010) mencionan que son capaces de transportar las formas inorgánicas,  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$ , a su hospedero. Sin embargo, como estos iones se mueven a través de difusión por la raíz no se considera que la planta hospedera necesite del hongo para el transporte de estos iones. De manera que la toma de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  por parte del hongo es principalmente para su crecimiento. Govindarajulu *et al.* (2005) mencionan que los HMA detectan zonas donde hay descomposición de la materia orgánica, sus hifas proliferan ahí, adquieren N en su forma inorgánica y lo transportan al micelio, aparentemente como arginina. Para la planta hospedera la adquisición de nitratos por la vía micorrízica puede representar una ventaja sobre todo en ambientes altamente competitivos.

El fósforo también tiene implicaciones sobre la abundancia de esporas, se encuentran en menor densidad cuando el suelo es deficiente de P (Escudero y Mendoza, 2004). En China, en un sitio con clima semi-árido, Gong *et al.* (2012) encontraron una correlación negativa entre la densidad de esporas y la disponibilidad de P. A diferencia de Oehl *et al.* (2010) que no encontraron relaciones entre el contenido de materia orgánica y la disponibilidad de P con la riqueza de HMA y la abundancia de esporas. Zerihun *et al.* (2013) proponen que la disminución de la abundancia de esporas en suelos con alto contenido de P se puede deber a que éste suprime la colonización.

Experimentos de los efectos del P sobre la germinación de las esporas han concluido que la germinación se reduce con un incremento en los niveles de fósforo por arriba de  $12.5 \mu\text{g P g}^{-1}$  (Miranda, 1994). En algunos casos un decremento en la concentración de P no influye en la comunidad de HMA, probablemente debido a que tal cantidad de P está por arriba del umbral requerido para la actividad del hongo (Aziz *et al.*, 2013). Se considera que la concentración de P libre en el suelo es baja si se mantiene alrededor de  $1\text{-}10 \mu\text{M}$  y las plantas requieren concentraciones mayores a  $1000 \mu\text{M}$  (Schachtman *et al.*, 1998).

Grounlund *et al.* (2013) han comprobado que la micorriza arbuscular puede contribuir a un incremento del P en el tejido vegetal de 440 hasta 550% más. En este mismo sentido, se ha estudiado la capacidad de toma de P por parte de los HMA, asociados con pastizales y se encontró que diferentes combinaciones de especies de hongos estuvieron presentes en las raíces. Se concluye que el transporte de P puede estar relacionado con la especie del hongo y su capacidad de formar hifas para la exploración del suelo (Jakobsen *et al.*, 2011). En un experimento realizado en invernadero, Lendenmann *et al.* (2011) mencionan que las plantas inoculadas con *Gigaspora* tuvieron los valores más altos de densidad de hifas, sin embargo, éstas son gruesas y no logran penetrar en muchos espacios del suelo por lo tanto, la exploración es nula. Las plantas que fueron inoculadas con *Glomus* fueron las que tuvieron mayor absorción de P. Concluyen que los hongos tienen diferentes estrategias de adquisición de P y no sólo son diferentes las estrategias de adquisición de P sino también la cantidad que se transporta hacia la planta.

Kiers *et al.* (2011) mencionan que las especies de HMA que transportan mayor cantidad de P hacia el hospedero reciben mayor cantidad de C. Sin embargo, Simard *et al.* (2012) indican que se espera que las condiciones del suelo, como la temperatura, la humedad, los niveles de nutrientes, las comunidades de microorganismos y el grado de disturbio afecten la cantidad de carbono que se transfiere.

Los ciclos de C, N y P se deben investigar de manera conjunta, porque la disponibilidad de cualquiera de ellos repercute sobre la capacidad de toma de las plantas y los HMA sobre otro recurso. Johnson (2010) se enfoca en el intercambio de C, N y P y propone el modelo de balance

de intercambio en donde señala que esta relación mutualista depende de la estequiometría del P y N. En la relación hongo-planta los mayores beneficios se encuentran cuando hay grandes cantidades de N y menores de P. Si el N es limitado, las plantas y los HMA compiten por el C y N y esto genera que el sumidero de C se mantenga porque el N previene la proliferación de los HMA. Por otra parte, cuando ni el P ni el N son limitantes, el crecimiento de los hongos sólo es limitado por el C, de manera que la demanda de C por parte del hongo se incrementa, hasta el punto de influir sobre el crecimiento de la planta, tendiendo al parasitismo.

## **1.6 Factores bióticos**

La distribución de los HMA en muchos estudios está relacionada con la estructura de las comunidades vegetales. Como se mencionó anteriormente, los HMA como componentes de la microbiota del suelo son importantes porque establecen una relación mutualista con las plantas (Bonfante y Genre, 2010).

En general, se infiere un incremento de especies de HMA con respecto a un incremento en la riqueza de especies vegetales (Aziz *et al.*, 2013). Varios estudios han reportado que los HMA incrementan la diversidad de plantas en ciertos tipos de vegetación como los pastizales. Esto se debe a que los hongos promueven el establecimiento de las semillas y mejoran las habilidades competitivas de las plantas pioneras sobre las dominantes (Bever *et al.*, 2001). También se puede favorecer la producción y crecimiento de las plantas en ambientes estresantes a través de la formación de extensas hifas (Miransari, 2010). Además, la colonización por HMA influye en la estructura del ensamblaje de las plantas anuales promoviendo el desarrollo de otras plantas, por lo tanto, aumentando la diversidad de la comunidad vegetal (Kernaghan, 2005). En contraste, en algunos casos los HMA pueden reducir la diversidad vegetal, especialmente en ecosistemas en donde las plantas dominantes son dependientes de los HMA (van der Heijden, 2008).

La dependencia entre hospedero y hongo ha sido estudiada por Bever *et al.* (1996) en función de las tasas de crecimiento de los hongos y concluyen que la dependencia con el hospedero puede ser un mecanismo que mantiene la diversidad fúngica. Ellos encontraron que la esporulación de

nueve de las catorce especies más comunes de HMA depende de manera significativa de la especie hospedera. En este mismo sentido, Blaskowski *et al.* (1994) sugieren que la esporulación estacional de diferentes especies de hongos probablemente está determinada por cambios periódicos en la actividad de las especies dominantes en particular en diferentes combinaciones de hongo-planta que permiten que otros hongos puedan colonizar y desarrollarse. Asimismo, la abundancia de esporas puede ser influenciada por la especie hospedera, Eom *et al.* (2010) observaron en un pastizal que ciertas especies de HMA son más abundantes en relación a las especies vegetales y determinan que esta variación puede estar determinada porque las plantas hospederas median el microambiente del suelo.

Sin embargo, es difícil separar los factores vegetales y edáficos involucrados en la esporulación, porque la comunidad vegetal interactúa con el suelo y puede modificar las propiedades edáficas relativamente rápido, pero a su vez los factores edáficos interactúan con las plantas (Escudero y Mendoza, 2004).

## 2. ANTECEDENTES

Los estudios enfocados en la comunidad de HMA y su relación con factores ambientales abarcan diferentes regiones en diferentes ecosistemas, así como, experimentos llevados a cabo en invernadero.

### 2.1 Estudios sobre riqueza y abundancia de HMA

En general los estudios que se realizan con HMA hacen referencia a la riqueza de especies y a la abundancia de esporas de las especies.

Diversos autores han mostrado que los géneros más representativos de suelos tropicales son *Glomus* y *Acaulospora*, siendo los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora* los menos frecuentes. En la cuenca amazónica el género *Glomus* representa más del 50%, *Acaulospora* alrededor del 20% y el resto de los géneros por debajo del 20% (Peña-Venegas *et al.*, 2007). En esta misma región, en el borde con Perú y Colombia, Stürmer y Siqueira (2011) reportaron un total de 61 especies de HMA. El género con mayor número de especies representadas fue *Glomus* con un total de 35 especies seguido de *Acaulospora* con 16. Los géneros con menor representatividad fueron *Entrophospora* con dos especies y *Gigaspora* con una sola. Sin embargo, la frecuencia fue más alta para las especies de *Acaulospora* que para las de *Glomus*.

Picone (2000) distinguió 28 especies de HMA en suelo de bosque tropical y pastizal en Nicaragua y Costa Rica, las especies más comunes pertenecieron al género *Glomus* y la mayor abundancia se reportó en el pastizal. En Panamá, Mangan *et al.* (2004) reportaron 27 especies de las cuales la mayoría pertenecieron al género *Glomus*, seguido de *Acaulospora* y géneros representados por una especie como *Sclerocystis* y *Scutellospora*. La especie más abundante corresponde al género *Glomus*. Lovelock *et al.* (2003) encontraron 13 especies de HMA en una selva húmeda en Costa Rica, siendo las esporas del género *Acaulospora* las más comunes (96.8%). La mayor abundancia de esporas corresponde a la temporada de secas.

Mientras que Zangaro *et al.* (2013) en diferentes etapas de sucesión en Brasil, reportaron 68 especies de HMA, de las cuales 28 pertenecieron al género *Glomus*, 19 a *Acaulospora* y en menor proporción a los géneros *Claroideoglomus*, *Funneliformis*, *Gigaspora*, *Scutellospora*, *Rhizophagus* y *Diversispora*. A su vez, encontraron diferencias significativas en la abundancia de esporas en función de las etapas de sucesión, siendo las primeras etapas aquellas con mayor densidad en comparación con las más avanzadas.

En México, se han registrado alrededor de 95 especies de HMA que corresponden al 40% de las especies conocidas mundialmente. La mayor parte de estos registros proceden de sistemas agrícolas y solamente 28 especies se han citado de ambientes naturales. Estas 95 especies proceden de tan solo 11 de los 32 estados de la República Mexicana (Montaño *et al.*, 2012). La mayor riqueza se ha registrado en el Sistema Volcánico Transmexicano y en la sierra de Los Tuxtlas (Varela y Trejo, 2001). En este último sitio, Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999) reportaron 18 especies de HMA pertenecientes a cuatro géneros: *Acaulospora*, *Glomus*, *Gigaspora* y *Scutellospora*. La mayor abundancia de esporas y de especies se registró durante la temporada de secas y fue significativamente menor en la temporada de lluvias. De manera similar, Sánchez-Gallen (2011) registró 11 géneros y 43 especies en fragmentos de selva siendo los géneros más frecuentes *Glomus* y *Acaulospora*.

En áreas de vegetación secundaria y selva baja caducifolia en la región de Nizanda, Oaxaca, Guadarrama *et al.* (2007) reportaron 25 especies de HMA, en donde la familia Glomeraceae aportó el 44% de las especies, seguida de la Acaulosporaceae (24%).

## **2.2 Estudios enfocados en los factores ambientales y su relación con la comunidad de HMA**

Son diversos los estudios que relacionan la comunidad de HMA con variables ambientales con el propósito de discernir variables que expliquen su distribución. Las variables más empleadas suelen ser edáficas (pH, textura, contenido de materia orgánica (MO), concentración de P disponible y N total).

Peña-Venegas *et al.* (2007) en la Amazonía colombiana, estudiaron la riqueza y abundancia de esporas y su relación con algunas propiedades físico-químicas del suelo; encontraron que el pH y el P presentan un efecto significativo sobre el número de esporas en el suelo. Señalan que la esporulación de los HMA es afectada tanto por el pH como por el fósforo unido al hierro, es decir, la producción de esporas aumentará proporcionalmente a la cantidad de fósforo fijado al hierro. Esta relación directa entre la cantidad de esporas en el suelo y la cantidad de fosfatos de hierro es explicada por la solubilización de fosfatos que permite una mayor disponibilidad de fósforo para la producción de esporas.

Mangan *et al.* (2004) mostraron que variables como el  $\text{NH}_4^+$ , N total y  $\text{Ca}^+$  tuvieron una relación positiva con la riqueza de HMA en una selva húmeda en Panamá. En la selva de Costa Rica, Lovelock *et al.* (2003) encontraron que la mayor abundancia de esporas ocurre en suelos pobres en nutrientes y determinaron que la identidad del hospedero no influyó sobre el total de esporas ni la riqueza.

En México, en la selva húmeda de Los Tuxtlas, las variables ambientales que explicaron la distribución de las especies de HMA fueron la concentración de P lábil, nitrógeno total, textura, pH y el contenido de materia orgánica (Sánchez-Gallen, 2011). Sin embargo, Zangaro *et al.* (2013) señalan que la temperatura y la precipitación son variables a tomar en cuenta al encontrar una correlación positiva con la densidad de esporas.

Este trabajo forma parte del proyecto de CONACYT- CB2010/152457 “Estructura de la vegetación y dinámica de regeneración forestal en un mosaico heterogéneo con condiciones edáficas y topográficas contrastantes en el trópico seco del centro de Veracruz” que se realizó de manera conjunta con el Instituto de Ecología, A.C., cuyo objetivo principal es realizar la estimación cuantitativa de los principales factores que inciden en la recuperación de la diversidad y el funcionamiento de los ecosistemas costeros.

### **3. OBJETIVOS**

#### **3.1 General**

Analizar la diversidad y distribución de los hongos micorrizógenos arbusculares en dos temporadas contrastantes (secas y lluvias) en relación a las propiedades físico-químicas del suelo en un mosaico heterogéneo de vegetación.

#### **3.2 Particulares**

- Describir la comunidad de HMA en términos de su composición, riqueza y abundancia de esporas en secas y lluvias.
- Reconocer diferencias entre temporadas para la abundancia de esporas y riqueza de HMA.
- Analizar la posible relación entre la abundancia de las esporas, riqueza observada y la diversidad con las propiedades físico-químicas del suelo en secas y lluvias.
- Describir la influencia de propiedades físico-químicas del suelo sobre la composición de la comunidad de HMA en cada una de las temporadas.

#### **4. HIPÓTESIS**

La temporada del año tiene repercusión sobre la disponibilidad de agua y recursos en el suelo, y dado que las comunidades de HMA son susceptibles a estos cambios se espera que exista una relación entre la abundancia de esporas, riqueza y diversidad de HMA con las propiedades físico-químicas del suelo, que a su vez puedan explicar su distribución, de tal forma que:

- Durante la temporada de secas sea mayor la abundancia de esporas, porque son estructuras de resistencia.
- A menor concentración de N y P disponible ocurrirá mayor abundancia de esporas y riqueza de especies de HMA.
- La textura del suelo influya en la abundancia de esporas, a mayor porcentaje de arena se encuentre mayor abundancia de esporas en comparación con suelos con mayor porcentaje de limo y arcilla.
- El pH tenga influencia sobre la composición de la comunidad, en suelos con pH mayores a 7 prevalezca la familia Glomeraceae y en suelos con pH menores a 7 la familia Acaulosporaceae.

## 5. MÉTODO

### 5.1 Sitio de estudio

Este trabajo se llevó a cabo en El Morro de la Mancha ubicado en el municipio de Actopan, Veracruz. Se muestrearon cuatro parcelas definidas de acuerdo al tipo de vegetación. Las diferentes parcelas corresponden a selva mediana subcaducifolia, acahual, matorral y pastizal sobre dunas. Cada parcela tiene un área de aproximada de seis hectáreas (Fig. 2).

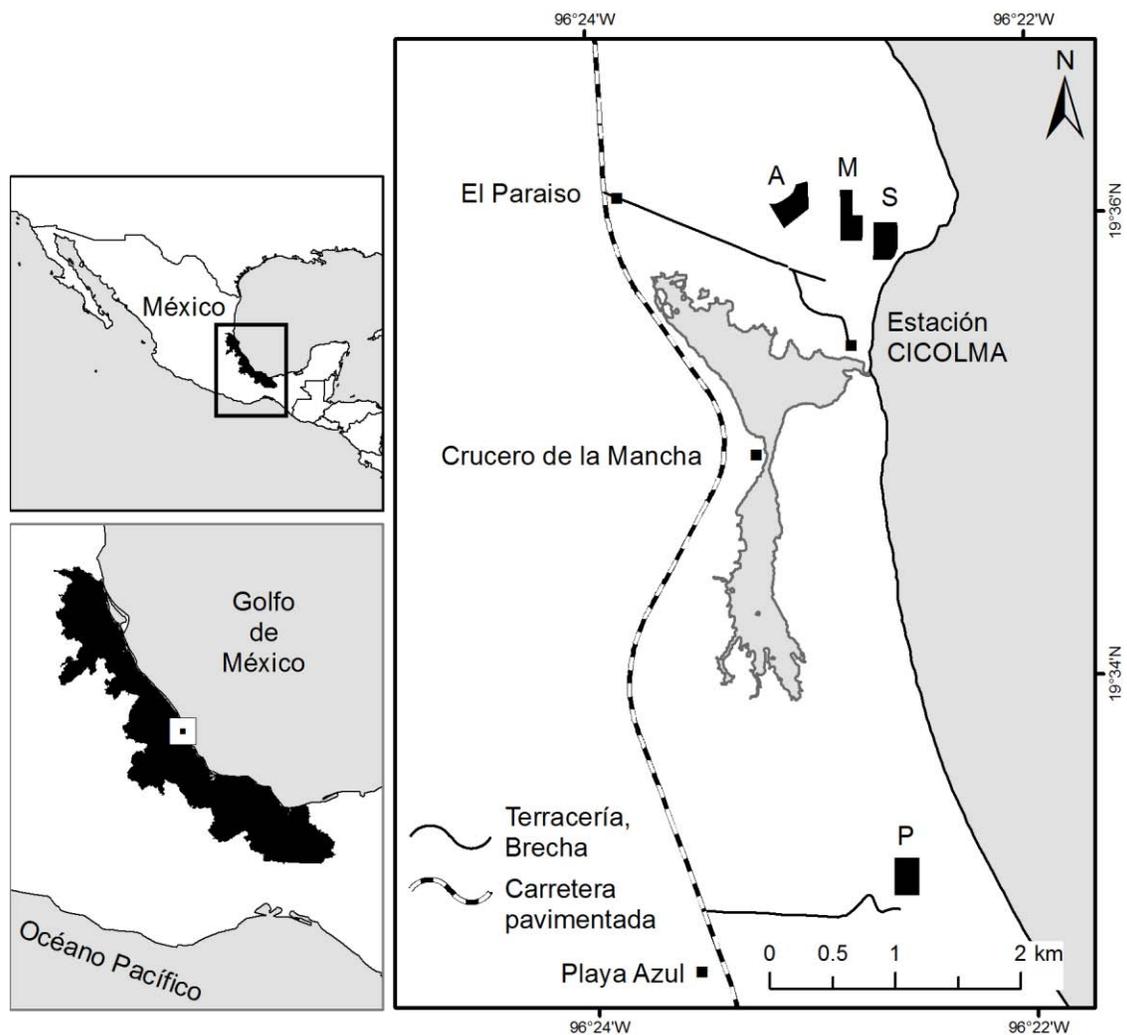


Figura 2. Ubicación del área de estudio y de las parcelas muestreadas A: acahual, M: matorral, S: Selva y P: pastizal.

### **5.1.1 Clima**

Posee un clima Aw, del tipo cálido subhúmedo con lluvias en verano y una precipitación que varía entre 1200 y 1500 mm anuales. La temperatura media anual oscila entre los 22 y 26 °C, la máxima temperatura es de 34 °C y la mínima de 16 °C (Novelo, 1983). Se presentan dos temporadas, una seca, de noviembre a mayo, otra lluviosa, de junio a octubre. Los vientos dominantes son del noreste y norte, principalmente en el invierno con incidencia de “nortes” (Soto y García, 1989).

### **5. 1.2 Tipo de suelo**

Se pueden distinguir tres tipos de suelos según la clasificación FAO/UNESCO. Sobre dunas costeras (zonas herbáceas y arbustivas) y selva baja caducifolia predomina el tipo Arenosol cámbico y arenosol calcárico ligeramente humificado. Ambos tipos se caracterizan por ser muy permeables (retienen poco la humedad) y pobres en nutrientes. El segundo a diferencia del primero presenta una cantidad de materia orgánica mayor. Por otra parte, en la selva mediana subcaducifolia y baja caducifolia prevalece el arenosol lúvico, se caracteriza por retener mejor la humedad y contener la mayor cantidad de materia orgánica que el resto de los arenosoles (Moreno-Casasola, 2006).

### **5.1. 3 Vegetación**

En la zona se mezclan la vegetación natural con la transformada por las actividades humanas formando un mosaico. Dentro de la vegetación natural se encuentran distintos tipos de selvas, varios tipos de humedales y de vegetación de dunas costeras. La vegetación transformada se integra por la vegetación secundaria (acahuales), la cual ocupa 15 km<sup>2</sup> así como los pastizales cultivados para el desarrollo de la ganadería bovina (Travieso-Bello y Campos, 2006). Los tipos de vegetación de la estación corresponden principalmente a selva baja caducifolia, selva mediana subperennifolia, vegetación de dunas costeras y selva baja perennifolia inundable (Moreno-Casasola, 1982 y Novelo, 1978).

## **5. 2 Muestreo**

En cada parcela, se establecieron al azar diez unidades de muestreo de 5 x 5m, siendo la única condición que la distancia mínima entre dos unidades debiera ser superior a 20 m. En cada unidad de muestreo, se extrajo suelo de los primeros 15 cm de profundidad de cinco puntos (cuatro correspondientes a las esquinas y uno del centro del cuadro), se mezcló y formó una muestra compuesta de suelo de aproximadamente 1 kg por cuadro. Se obtuvieron diez muestras por parcela y 40 muestras en total. Esto se realizó en la temporada de lluvias (octubre 2011) y en la temporada de secas (abril 2012).

## **5.3 Laboratorio**

### ***5. 3. 1 Extracción de esporas***

En el laboratorio de Ecología del Suelo de la Facultad de Ciencias, UNAM, las muestras compuestas se secaron a temperatura ambiente, posteriormente, de cada muestra se pesaron 100 g de suelo para la extracción de esporas a través de la técnica de tamizado húmedo, decantación y centrifugación en agua y sacarosa (modificado de Brundrett *et al.*, 1996). Mientras que la técnica de montaje en preparaciones fijas fue una modificación de la propuesta por Koske y Tessier (1983) (Anexo 1).

### ***5. 3. 2 Determinación taxonómica de las esporas***

Las preparaciones se enviaron al Laboratorio de Micorrizas del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, donde la M. en C. Laura Hernández Cuevas realizó la identificación taxonómica. Para la identificación usó un microscopio Zeiss ® modelo Axioscop II Plus, equipado con luz polarizada e iluminación Nomarski; los rasgos morfológicos a consideración fueron el color, tamaño, tipo de hifa, ornamentación, arreglo, escudos de germinación y consistencia así como reacción al Meltzer. Para la identificación se consultó el manual de identificación de Schenk-Pérez, (1990), el INVAM (International Culture Collection of [Vesicular] Arbuscular Mycorrhizal Fungi, <http://invam.wvu.edu>), y las páginas web <http://www.agro.av.szczecin.pl/jblazkowski/index.html> y

<http://schuessler.userweb.mwn.de/amphylo/>, conforme a esta última página se utilizó la clasificación.

### **5. 3. 3 Análisis del suelo**

Para la determinación de las propiedades físico-químicas del suelo se usaron 200 g del suelo, procedente de la muestra compuesta, previamente tamizado con un tamiz de apertura de 2 mm. Todas las muestras fueron enviadas al Laboratorio de Fertilidad de Suelo en el Colegio de Postgraduados, Montecillos, donde determinaron el pH, conductividad eléctrica (CE), porcentaje de materia orgánica (MO), concentración de potasio intercambiable ( $K^+$ ), porcentaje de nitrógeno total (N), concentración de fósforo disponible (P), concentración de amonio ( $NH_4^+$ ), nitrato ( $NO_3^-$ ), y la textura. En todos los casos utilizaron las técnicas aprobadas y estandarizadas referidas en el manual de técnicas de análisis de suelo (Etchevers, 1992).

La determinación del pH se realizó en agua en una relación 1:2 (Bates, 1964), y la conductividad eléctrica en una relación 1:5, con una medición con el puente de conductividad (Jackson, 1982). El contenido de materia orgánica se obtuvo por medio de una digestión húmeda (Walkley y Black, 1934). La concentración de K intercambiable se determinó mediante la extracción con  $NH_4OAc$  1N pH 7, por fotometría de flama (Knudsen *et al.*, 1989). La concentración de N total se obtuvo por digestión húmeda utilizando la mezcla de ácido sulfúrico-salicílico y una destilación semi-micro Kjeldahl por arrastre de vapor y titulación con ácido sulfúrico 0.05 N (Bremner, 1965). La concentración de P inorgánico se estimó mediante la extracción de fósforo con  $NaHCO_3$  0.5 M pH 8.5 y determinación colorimétrica (Olsen *et al.*, 1954). El nitrógeno inorgánico en sus dos formas ( $NH_4^+$  y  $NO_3^-$ ) se extrajo mediante la extracción con KCl 2 N, destilación por arrastre de vapor, con óxido de magnesio y aleación de Devarda (Bremner, 1965). Por último, la textura se estimó mediante dispersión con hexametáfosfato de sodio y carbonato de sodio (Etchevers, 1992).

El control de calidad consiste en introducir repeticiones de las muestras problemas, blancos y material interno de referencia en las lecturas de absorción atómica y el uso de estándares de calibración (com. pers. Juliana Padilla).

## **5. 4 INVERNADERO**

### ***5.4.1 Macetas de propagación***

La determinación taxonómica de estos hongos a través de esporas de campo debe ser corroborada con esporas de mejor calidad, las cuáles son extraídas de macetas de propagación de un litro de capacidad que se montan con el suelo de las muestras compuestas combinándolo con arena estéril en una proporción 1:1.

Se utilizaron como plantas trampa, especies altamente micotróficas como sorgo (*Sorghum vulgare* L.), mijo (*Panicum miliaceum* L.) y alpiste (*Phalaris canariensis* L.). Antes de sembrar las semillas, se desinfectaron con cloro al 10% por 30 minutos para eliminar cualquier residuo de fungicida u otra sustancia u organismo. Las macetas permanecieron en el invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM, durante seis meses (14 de febrero al 14 de agosto de 2014). Posterior a esta fecha, se dejaron de regar, con el fin de que los hongos colonizándolas generaran esporas; ya seca la parte aérea, se tomaron 100 g del suelo seco y se procedió a extraer y fijar las esporas a través de los métodos ya mencionados.

## **6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO**

Para reconocer diferencias significativas entre temporadas para la abundancia de esporas y riqueza se aplicó una prueba de t- Student.

Se calculó la diversidad por cuadro y global con el índice de Shannon- Wiener aplicando la siguiente fórmula (Magurran, 2004):

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

Donde:  $p_i$  = abundancia relativa de cada especie y

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

Para ello se usó el programa Species diversity and richness Versión 4.0 (Seaby y Henderson, 2006). Posteriormente se aplicó una prueba de t-Student para reconocer diferencias significativas entre temporadas.

Para estimar la riqueza de especies se realizaron curvas de acumulación de especies para ambas temporadas utilizando el programa EstimateS versión 9.0 (Colwell, 2019) y el estimador de riqueza Jackknife 1. Asimismo, se elaboraron las curvas para los estimadores no paramétricos de especies raras que son los singletons, doubletons, uniques y duplicates. Los singletons/doubletons hacen referencia a aquellas especies que solo cuentan con uno o dos individuos respectivamente y los uniques/duplicates son las especies que aparecen en una o dos muestras, independientemente del número de individuos que presenten en cada una de ellas. La curva de las especies raras es importante porque la estimación de las especies “no vistas” se hace con base en la presencia de estas especies en las muestras (Chao *et al.*, 1998).

Se analizó la posible relación entre la abundancia de las esporas, la riqueza observada y la diversidad con las propiedades físico-químicas del suelo por cuadro, a través de regresiones lineales.

Con el fin de agrupar las muestras en función de sus propiedades edáficas y de la composición de especies de HMA se aplicó un análisis de clasificación utilizando la distancia euclidiana como

índice de disimilitud, que separa los grupos con base en las características que los va haciendo diferentes, y el método de Ward para unir los grupos, éste es un procedimiento jerárquico, en el cual se unen los clusters buscando que cada unión proporcione el menor incremento en la suma total de errores. Este análisis se llevó a cabo con el programa PC-Ord ver. 5.10 (McCune y Mefford, 2006).

Posteriormente se aplicó un análisis de varianza (ANDeVA) de una vía comparando entre los grupos obtenidos en la clasificación por cada temporada y se realizaron las pruebas de comparación múltiple de medias de Tukey, en caso de que el ANDeVA hubiese sido significativo.

Finalmente, con la finalidad de explorar la relación multifactorial entre la comunidad de HMA y las propiedades físico-químicas del suelo se realizó un análisis de correspondencia canónica (ACC). El ACC es una técnica de ordenación que extrae ejes continuos de variación a partir de los datos de abundancia. Utiliza dos matrices, la matriz de especies y la de factores ambientales, con el fin de relacionar la segunda con la primera y establecer una relación entre el conjunto de variables. Mediante la utilización de técnicas particulares de regresión múltiple, se obtiene una ordenación integrada de las especies y los datos ambientales asociados. Las variables se representan por vectores, cuya longitud es una medida de los estimadores óptimos de la variable ambiental y las especies se encuentran representadas por puntos (Fernández *et al.*, 1996). Los resultados del ACC se presentan en un diagrama en el cual se observan dos ejes (1 y 2); cada uno de ellos representa un porcentaje que las variables físico-químicas del suelo explican del total de la varianza de los datos. El análisis se llevó a cabo con el programa PC-ORD Ver. 5.10 (McCune y Mefford, 2006).

El ANDeVA, las pruebas de Tukey y las regresiones lineales se realizaron con el programa Statistica Ver. 8 (StatSoft, 2007). Asimismo, para cada prueba se comprobó si los datos mostraban una distribución normal y homogeneidad de varianzas y, en caso contrario, se procedió a transformarlos con logaritmo natural o arcoseno.

## 7. RESULTADOS

### 7.1 Diversidad de HMA

En total se registraron 35 especies de HMA (Cuadro 2) en todos los tipos de vegetación para el Morro de la Mancha, representados en 11 géneros. Cuatro morfotipos no han sido descritos en la literatura siendo posibles nuevas especies y nuevos registros para la zona y el país: *Acaulospora* sp. 1, *Acaulospora* sp.2, *Glomus* sp. 1 y *Glomus* sp. 2. Las dos primeras se registraron en temporada de secas y lluvias, mientras que *Glomus* sp.1 y *Glomus* sp. 2 sólo se encontraron en la temporada de lluvias.

*Glomus* es el género con mayor número de especies (9) representando el 25.71% del total de las especies, seguido de *Acaulospora* con ocho especies (22.85%), *Scutellospora* con cinco especies (14.28%), *Sclerocystis* con tres (8.57%), *Gigaspora*, *Claroideoglosum* y *Dentiscutata* con dos (5.71% cada uno) y aquellos géneros representados solo por una especie como *Ambispora*, *Diversispora*, *Funneliformis* y *Rhizophagus* (2.85% cada uno) (Fig. 3).

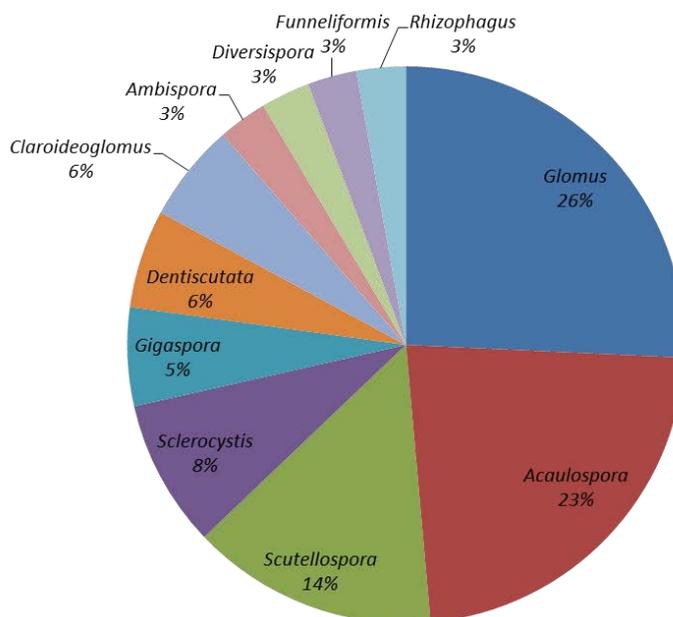


Figura 3. Porcentaje de especies de HMA representados por género descritas en el Morro de la Mancha, Veracruz.

Para la temporada de lluvias, *Acaulospora* fue el género más abundante con ocho especies seguido de *Glomus* con siete especies y *Scutellospora* sigue siendo el tercer género más abundante con cuatro especies. El resto de los géneros son representados por una o dos especies (Fig. 4a). En cuanto a la temporada de secas, se observa el mismo patrón que para la de lluvias, sin embargo, el género *Glomus* sólo es representado por cuatro especies (Fig. 4b).

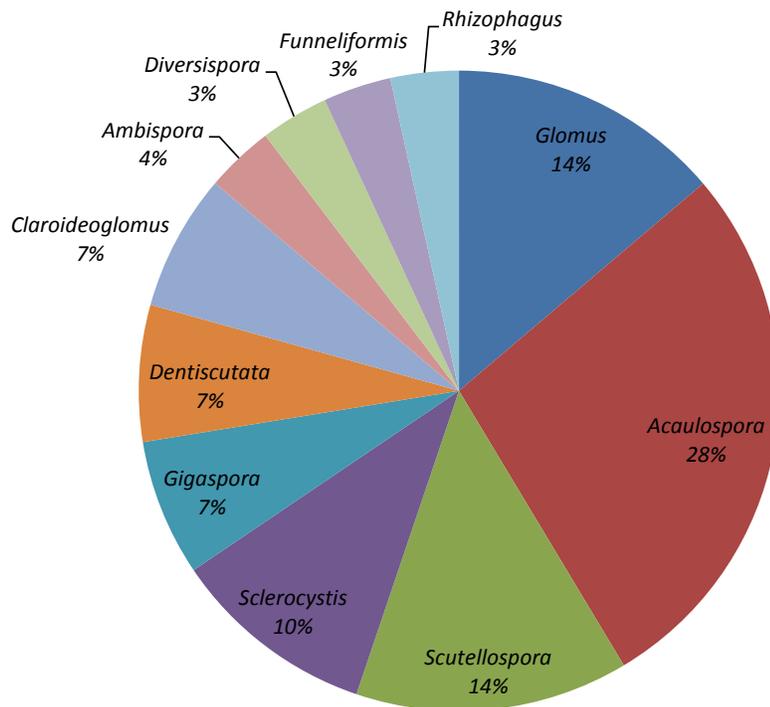
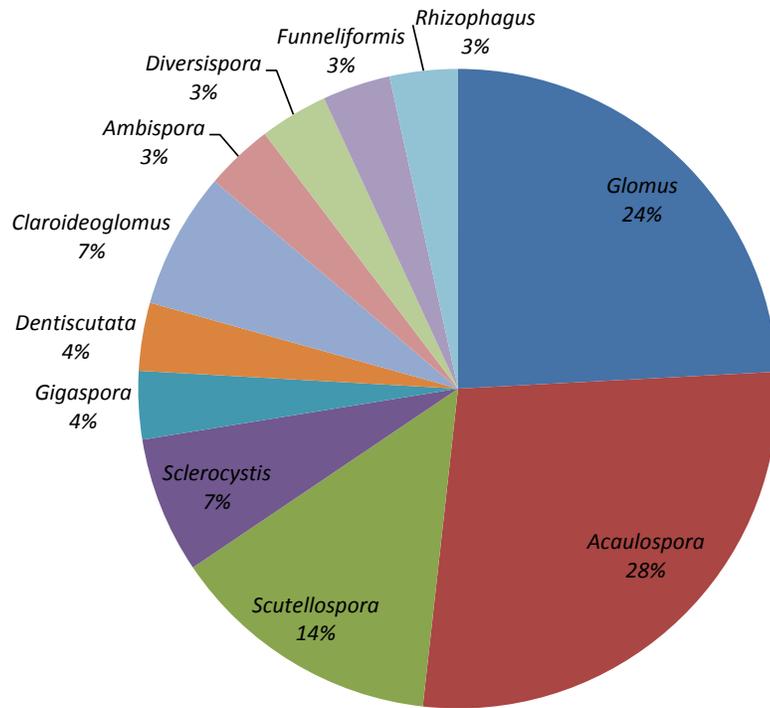


Figura 4. Porcentaje de especies representadas por cada género por temporada, a) lluvias y b) secas.

## 7.2 Riqueza y composición de HMA

De las 35 especies reportadas para El Morro de la Mancha, se observaron 29 tanto para lluvias como para secas; sin embargo, fue diferente la composición de HMA, ya que seis especies son exclusivas de cada temporada (Cuadro 1). No hubo diferencias significativas en el número de especies entre temporadas ( $F_{(1,78)} = 0.01$ ,  $p > 0.05$ , Fig. 5).

Cuadro 1. Especies de HMA exclusivas de cada temporada

Secas	Lluvias
<i>D.erythropus</i>	<i>Gl. microcarpum</i>
<i>G. sp. 1</i>	<i>Gl. sp.1</i>
<i>Gl. desertícola</i>	<i>Gl.sp.2</i>
<i>Gl. tenebrosum</i>	<i>Gl. sp. 3</i>
<i>S. aff. clavispora</i>	<i>Gl. tortuosum</i>
<i>Sc. gilmorei</i>	<i>Sc. aff. pellucida</i>

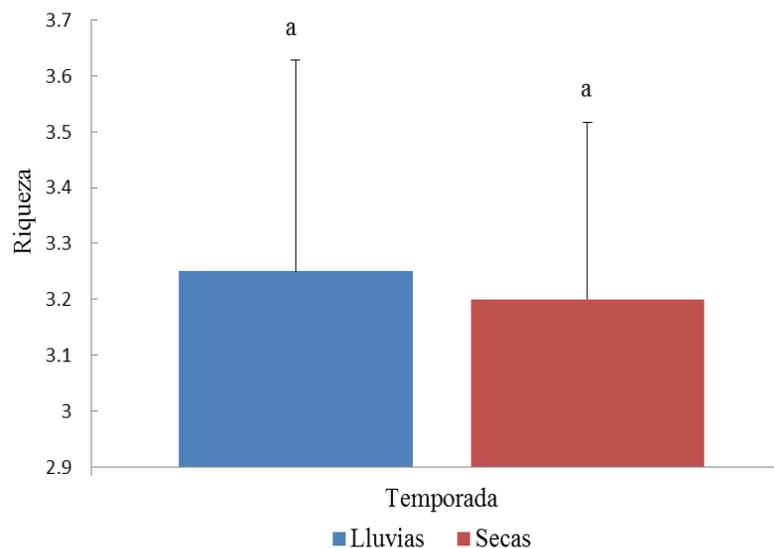


Figura 5. Riqueza promedio ( $\pm 1$ E.E.) de HMA para ambas temporadas. Letras iguales indican que no hay diferencia significativa.

Cuadro 2. Listado de familias y especies de HMA para El Morro de la Mancha

Orden Archaeosporales		Abreviatura
Familia Ambisporaceae		
Género <i>Ambispora</i>		
<i>Ambispora gerdemanii</i> (S.L. Rose, B.A. Daniels & Trappe) C. Walker, Vestberg & Schuessler		Amger
<hr/>		
Orden Diversisporales		
Familia Acaulosporaceae		
Género <i>Acaulospora</i>		
<i>Acaulospora elegans</i> Trappe & Gerd.		Aele
<i>Acaulospora laevis</i> Gerd. & Trappe		Alae
<i>Acaulospora mellea</i> Spain & N.C. Schenck		Amel
<i>Acaulospora morrowiae</i> Spain & N.C. Schenck		Amor
<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe		Ascr
<i>Acaulospora spinosa</i> C. Walker & Trappe		Aspi
<i>Acaulospora</i> sp. 1		Asp1
<i>Acaulospora</i> sp. 2		Asp2
<hr/>		
Familia Diversisporaceae		
Género <i>Diversispora</i>		
<i>Diversispora spurca</i> (C.M. Pfeiff., C. Walker & Bloss) C. Walker & A. Schuessler		Dispu
<hr/>		
Familia Gigasporaceae		
Género <i>Dentiscutata</i>		
<i>Dentiscutata erythropus</i> (Koske & C. Walker) C. Walker & D. Redecker		Dery
<i>Dentiscutata heterogama</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) Sieverd., F.A. Souza & Oehl		Dhet
<hr/>		
Género <i>Gigaspora</i>		
<i>Gigaspora candida</i> Bhattacharjee, Mukerji, J.P. Tewari & Skoropad		Gcan
<i>Gigaspora</i> sp. 1 *		Gsp1
<hr/>		
Género <i>Scutellospora</i>		
<i>Scutellospora aff. pellucida</i> (T.H. Nicolson & N. C. Schenck) C. Walker & F.E. Sanders		Scpel
<i>Scutellospora dipurpurescens</i> J.B. Morton & Koske		Scdip
<i>Scutellospora gilmorei</i> (Trappe & Gerd.) C. Walker & F.E. Sanders		Scgil
<i>Scutellospora</i> sp. 1 *		Scsp1
<i>Scutellospora</i> sp. 2 *		Scsp2
<hr/>		
Orden Glomerales		
Familia Glomeraceae		
Género <i>Claroideoglosum</i>		
<i>Claroideoglosum claroideum</i> (N. C. Schenck & G. S. Sm.) C. Walker & Schuessler		Ccla
<i>Claroideoglosum etunicatum</i> (W.N. Becker & Gerd.) C. Walker & Schuessler		Cetu
<hr/>		
Género <i>Funneliformis</i>		
<i>Funneliformis geosporus</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & Schuessler		Fgeo
<hr/>		
Género <i>Glomus</i>		
<i>Glomus deserticola</i> Trappe, Bloss & J.A. Menge		Gldes
<i>Glomus microaggregatum</i> Koske, Gemma & P.D. Olexia		Glmicroa
<i>Glomus microcarpum</i> S.M. Berch & J.A. Fortin		Glmicroc
<i>Glomus minutum</i> Blaszk., Tadych & Madej		Glmin
<i>Glomus tenebrosum</i> (Thaxt.) S.M. Berch		Glten
<i>Glomus tortuosum</i> N.C. Schenck & G.S. Sm.		Gltor
<i>Glomus</i> sp. 1		Glsp1
<i>Glomus</i> sp. 2		Glsp2
<i>Glomus</i> sp. 3 *		Glsp3
<hr/>		
Género <i>Rhizophagus</i>		
<i>Rhizophagus fasciculatus</i> (Thaxt.) C. Walker & Schuessler		Rhfás
<hr/>		
Género <i>Sclerocystis</i>		
<i>Sclerocystis rubiformis</i> Gerd. & Trappe		Srub
<i>Sclerocystis sinuosa</i> Gerd. & B.K. Bakshi		Ssin
<i>Sclerocystis aff. clavisporea</i> Trappe		Scla

\* Morfotipos que no fueron posibles determinar hasta especie por su estado de conservación.

## 7.4 Abundancia de esporas

El mayor número total de esporas se registró durante la temporada de secas (524 esporas totales) que con respecto a la temporada de lluvias (483 esporas totales). Al comparar entre temporadas no hubo diferencias significativas ( $F_{(1,78)} = 0.13$ ,  $p > 0.05$ , Fig. 6).

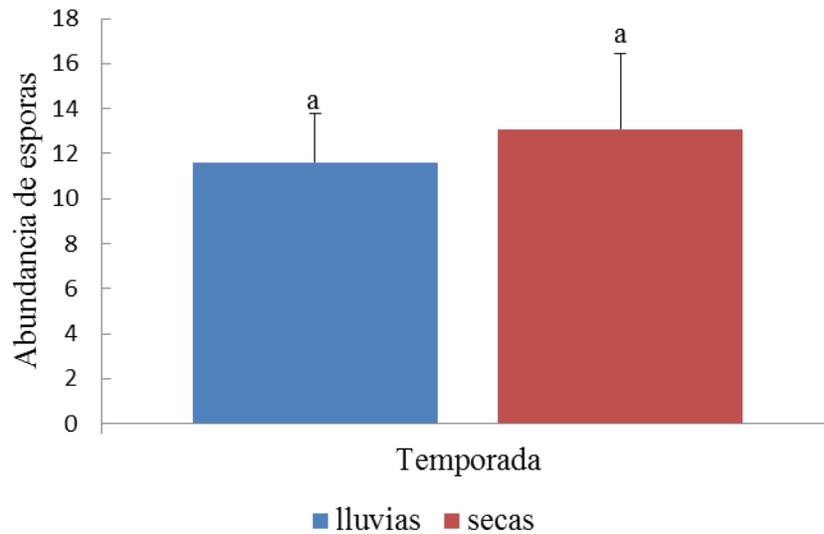


Figura 6. Abundancia promedio de esporas ( $\pm 1$  E.E.) para ambas temporadas. Letras iguales significa que no hay diferencias significativas ( $p > 0.05$ ).

El género con mayor aporte de esporas fue *Glomus* con 343 esporas seguido de *Acaulospora*, *Funneliformis* y *Scutellospora* con más de 100 esporas. El género con menor aporte de esporas fue *Ambispora* (Fig. 7). De manera global, la especie más abundante fue *Glomus minutum* con 305 esporas, representando el 30.29% del total, y las especies menos abundantes representadas por una sola espóra (0.09%) son *Glomus microcarpum*, *Glomus tortuosum*, *Scutellospora aff. pellucida* y *Scutellospora gilmorei*. Las especies más abundantes para ambas temporadas fueron: *Gl. minutum*, *Funneliformis geosporus* y *Scutellospora sp. 2*.

La especie más abundante (*Gl. minutum*) representa para secas el 42.36 % y para lluvias el 15.83%, del total de las esporas. Aunque las tres especies más abundantes para ambas temporadas son las mismas, en secas representan el 67.75% del total de las esporas, mientras que para lluvias representan sólo el 46.58%.

Las especies menos abundantes, registradas con una espora son tres: *Acaulospora laevis*, *Acaulospora mellea* y *Sc. gilmorei*, para la temporada de secas y cuatro: *Acaulospora mellea*, *Gl. microcarpum*, *Glomus tortuosum* y *Sc. aff. pellucida* para la temporada de lluvias (Fig. 8). Asimismo, 15 de las 35 especies reportadas tuvieron mayor abundancia durante la temporada de lluvias (Fig. 9).

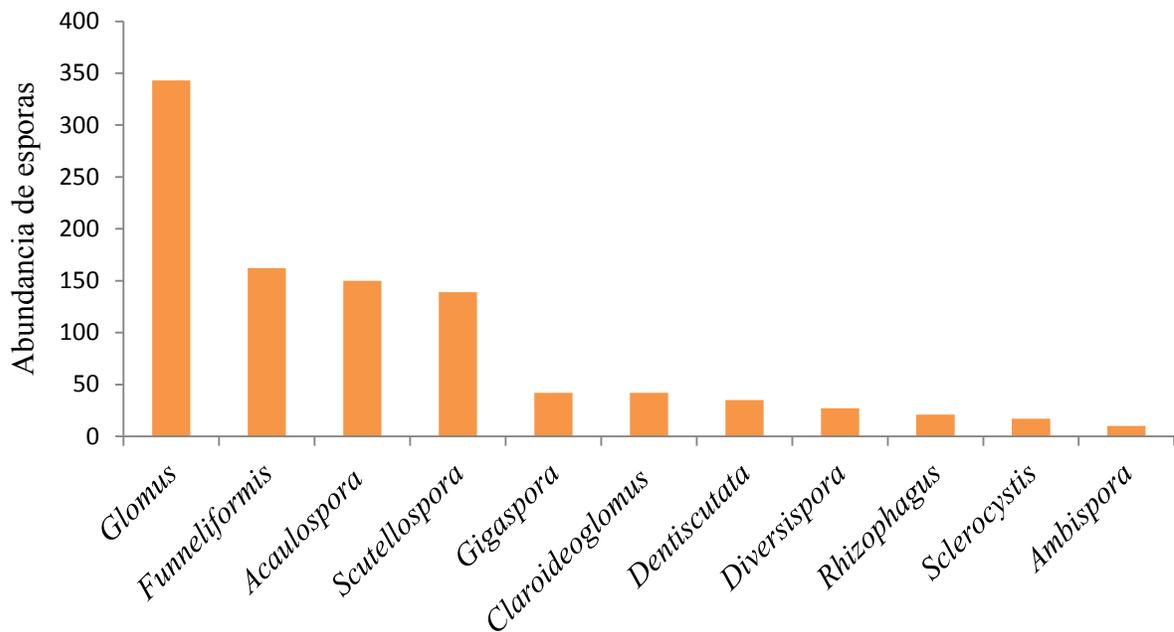


Figura 7. Abundancia total de esporas correspondientes a cada género en 100 g de suelo.

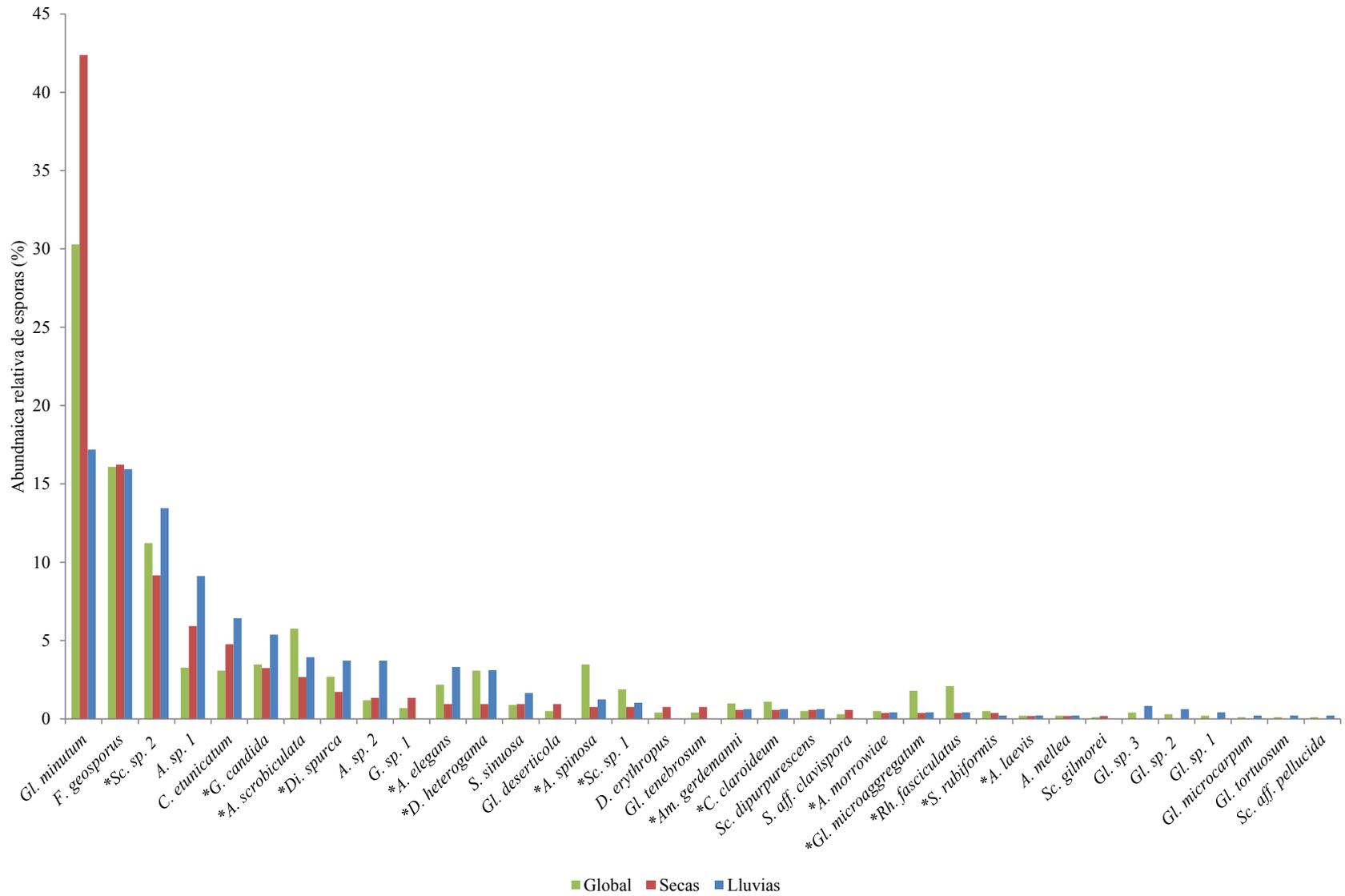


Figura 8. Abundancia relativa de esporas por especie de manera global y por temporadas.

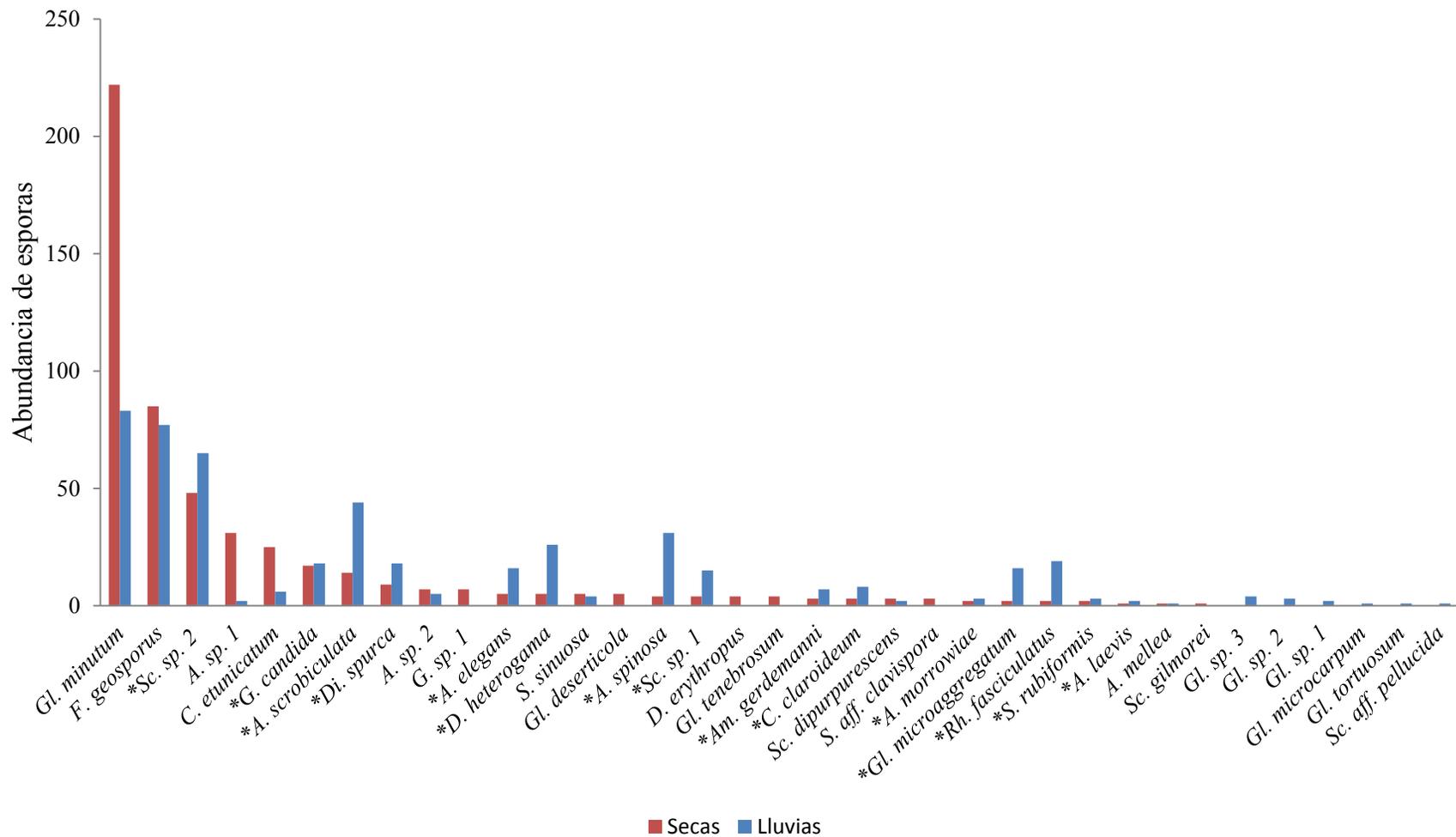


Figura 9. Abundancia de esporas para la temporada de lluvias y secas en 100 g de suelo. \*Especies con mayor abundancia en la temporada de lluvias.

### 7.5 Frecuencia de especies de HMA.

La especie más frecuente para ambas temporadas fue *F. geosporus*, estando presente en la temporada de lluvias en 23 de las 40 unidades muestreadas, y en secas en 28. Las especies menos frecuentes, presentes sólo en un cuadro de 40 para cada temporada (sin importar sus abundancias), son siete para lluvias y siete para secas, de las cuales *A. mellea* y *Gl. microaggregatum* se encuentran en ambas temporadas (Cuadro 3).

Cuadro 3. Especies presentes sólo en un cuadro por cada temporada.

Lluvias	Secas
ESPECIES	
<i>A. mellea</i>	<i>A. laevis</i>
<i>Gl. microaggregatum</i>	<i>A. mellea</i>
<i>Gl. microcarpum</i>	<i>C. claroideum</i>
<i>Gl. tortuosum</i>	<i>Gl. microaggregatum</i>
<i>S. rubiformis</i>	<i>Gl. tenebrosum</i>
<i>Sc. dipurpurescens</i>	<i>Rh. fasciculatus</i>
<i>Sc. aff. pellucida</i>	<i>Sc. gilmorei</i>

### 7.6 Índice de Shannon-Wiener

El índice de diversidad de Shannon global fue de 2.45, mientras que el promedio por cuadro fue de  $0.83 \pm 0.75$ . La temporada de lluvias tuvo una diversidad significativamente mayor (2.63) que la de secas (1.99,  $t=7.60$ , g.l.= 7.58,  $p < 0.001$ ).

## **7.7 Curvas de acumulación de especies**

En las curvas de acumulación de especies de la temporada de lluvias y secas se alcanza la asíntota, es decir, las muestras fueron suficientes para representar a la comunidad de HMA. Sin embargo, la estimación de especies por Jackknife 1 se mantiene por arriba de la curva observada, por lo mismo, se espera una mayor riqueza de especies que la obtenida en campo. En la curva perteneciente a la temporada de lluvias el máximo es alcanzado a partir de la muestra 35 (Fig. 10a) y en la de secas se alcanza en la muestra 36 (Fig. 10b). Asimismo, la pendiente de las curvas determina la tasa de entrada de nuevas especies, en la curva de lluvias la pendiente es menos pronunciada que en la de secas indicando que en las primeras muestras el número de especies nuevas que se acumula es constante, también se observa que la pendiente decrece rápidamente lo que indica que cada vez es menos frecuente registrar la presencia de una nueva especie, mientras que la curva de secas posee una pendiente más pronunciada sugiriendo que el número de especies nuevas que se acumulan en las primeras muestras es mayor que en la de lluvias (Fig.10).

Por otra parte, en cuanto a las especies raras (Cuadro 4) para ambas temporadas, la curva que representa los doubletons no alcanza la asíntota y la pendiente no es muy pronunciada; lo que indica que la acumulación de especies nuevas que sólo cuentan con dos individuos representados en cada muestra es menos frecuente conforme se incrementa el número de muestras. En cambio, la curva que representa los singletons sí alcanza la asíntota, y la pendiente es pronunciada lo que sugiere que la acumulación de especies nuevas representadas por un solo individuo ocurre con más frecuencia en las primeras muestras (Figs.11a y 11c).

En la curva que representa los uniques, para la temporada de lluvias sí alcanza la asíntota, es decir, se tienen representadas a las especies raras y la pendiente es más pronunciada que en la de secas, es decir, la acumulación de especies nuevas de este tipo se encuentra con más frecuencia y conforme se avanza en el muestreo se encuentran en menor medida. En cambio la curva de duplicates para ambas temporadas no alcanza la asíntota lo que sugiere que las especies que aparecen en sólo dos muestras se incrementaría si el número de muestras fuera mayor. La pendiente es poco pronunciada, por lo tanto, la incorporación de las especies es menor durante las primeras muestras (Figs. 11b y 11d).

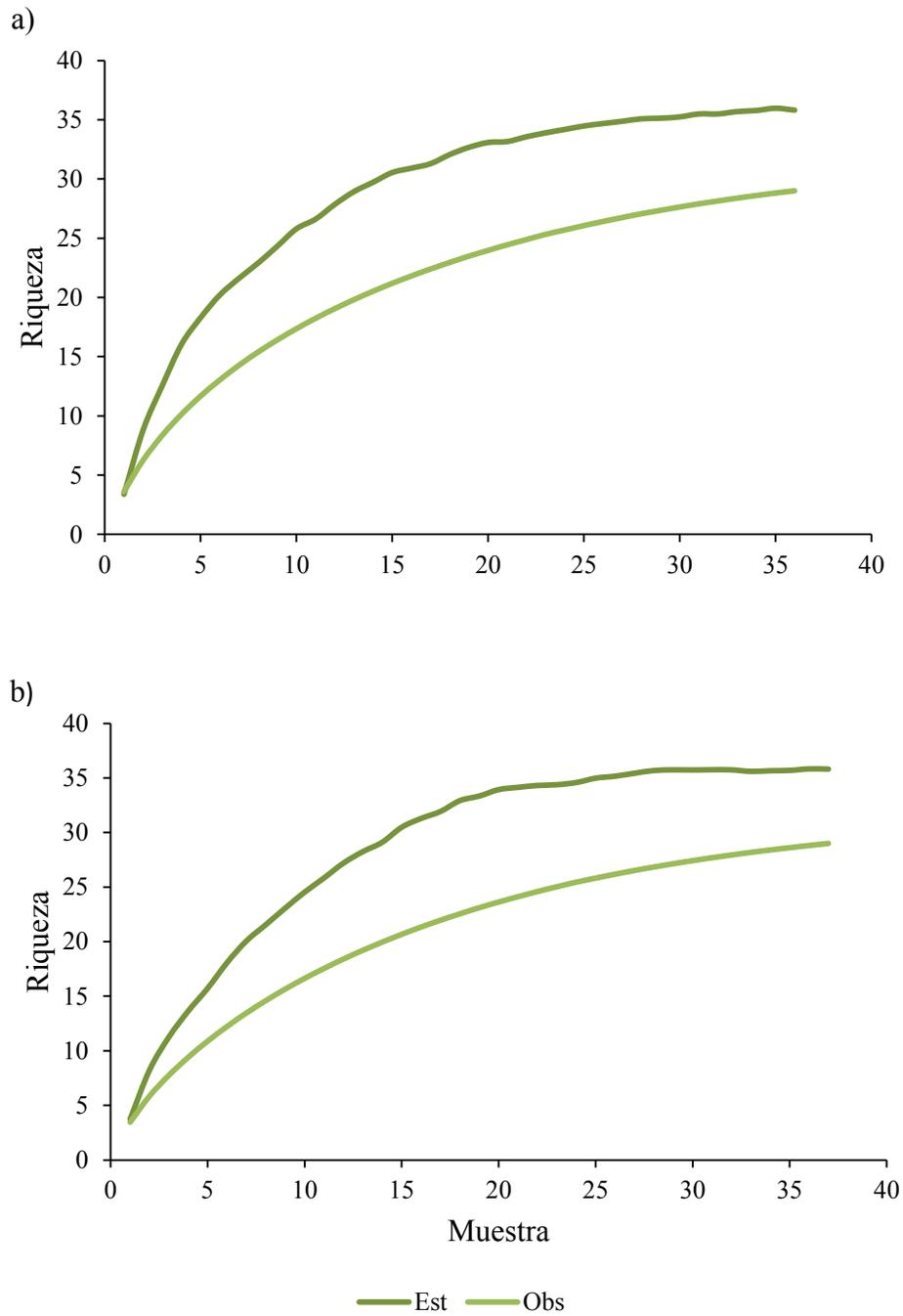


Figura 10. Curva de acumulación de especies observada (Obs) y de acuerdo al índice Jacknife 1 (Est) para la temporada de a) lluvias y b) secas.

Cuadro 4. Especies raras para El Morro de la Mancha.

<b>Singletons:</b> presente con una espora		<b>Doubletons:</b> presente con dos esporas	
<b>Lluvias</b>	<b>Secas</b>	<b>Lluvias</b>	<b>Secas</b>
<i>A. mellea</i>	<i>A. laevis</i>	<i>A. laevis</i>	<i>A. morrowiae</i>
<i>Gl. microcarpum</i>	<i>A. mellea</i>	<i>A. sp. 1</i>	<i>Gl. microaggregatum</i>
<i>Gl. tortuosum</i>	<i>Sc. gilmorei</i>	<i>Gl. sp.1</i>	<i>Rh. fasciculatus</i>
<i>Sc. aff. pellucida</i>		<i>Sc. dipurpurescens</i>	<i>S. rubiformis</i>

<b>Uniques:</b> presente en una muestra		<b>Duplicates:</b> presente en dos muestras	
<b>Lluvias</b>	<b>Secas</b>	<b>Lluvias</b>	<b>Secas</b>
<i>A. mellea</i>	<i>A. laevis</i>	<i>A. morrowiae</i>	<i>A. morrowiae</i>
<i>Gl. microaggregatum</i>	<i>A. mellea</i>	<i>A. sp. 2</i>	<i>Am. gerdemanni</i>
<i>Gl. microcarpum</i>	<i>C. claroideum</i>	<i>A.laevis</i>	<i>D. erythropus</i>
<i>Gl. tortuosum</i>	<i>Gl. microaggregatum</i>	<i>A.sp.1</i>	<i>Gl. deserticola</i>
<i>S. rubiformis</i>	<i>Gl. tenebrosum</i>	<i>C. claroideum</i>	<i>S. aff. clavispora</i>
<i>Sc. aff. pellucida</i>	<i>Rh. fasciculatus</i>	<i>C. etunicatum</i>	<i>S. rubiformis</i>
<i>Sc. dipurpurescens</i>	<i>Sc. gilmorei</i>	<i>Gl. sp. 2</i>	<i>Sc. sp. 1</i>
		<i>Gl. sp.1</i>	

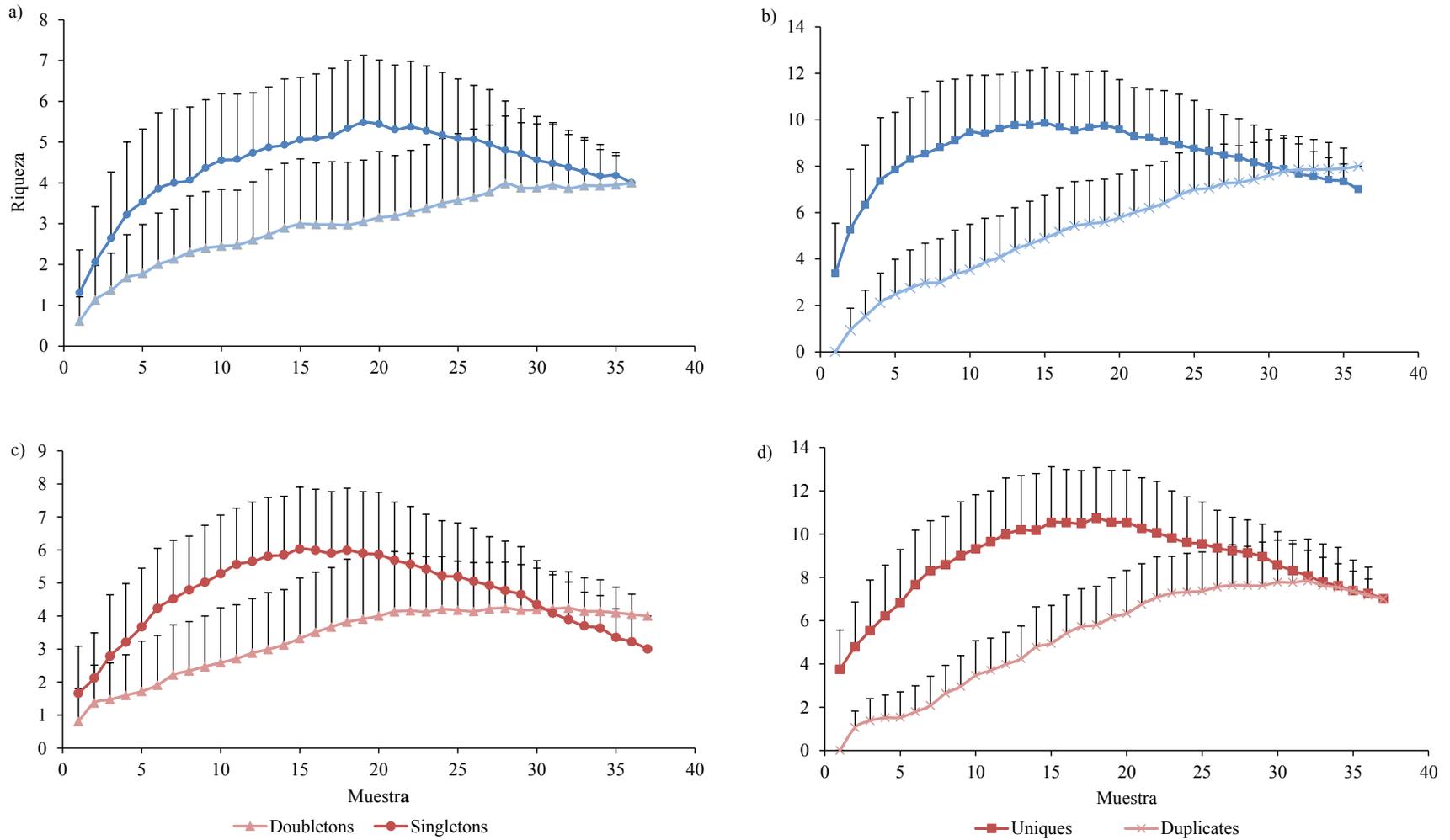


Figura 11. Curva de riqueza de especies raras (doubletons, singletons, uniques y duplicates), a y b para lluvias, y c y d) para secas.

## **7.8 Relaciones entre la riqueza, abundancia de esporas y diversidad con las propiedades físico-químicas del suelo**

Al realizar las regresiones lineales se observa que las propiedades físico-químicas del suelo no explican significativamente y de manera lineal ninguna de las variables bióticas de la comunidad de HMA, la riqueza, la abundancia de esporas y la diversidad, para ninguna de las temporadas analizadas. Es importante denotar que la dispersión de los puntos es muy amplia en cada una de las variables (Figs. 12 a, b, c y d y Figs. 13 a, b, c y d).

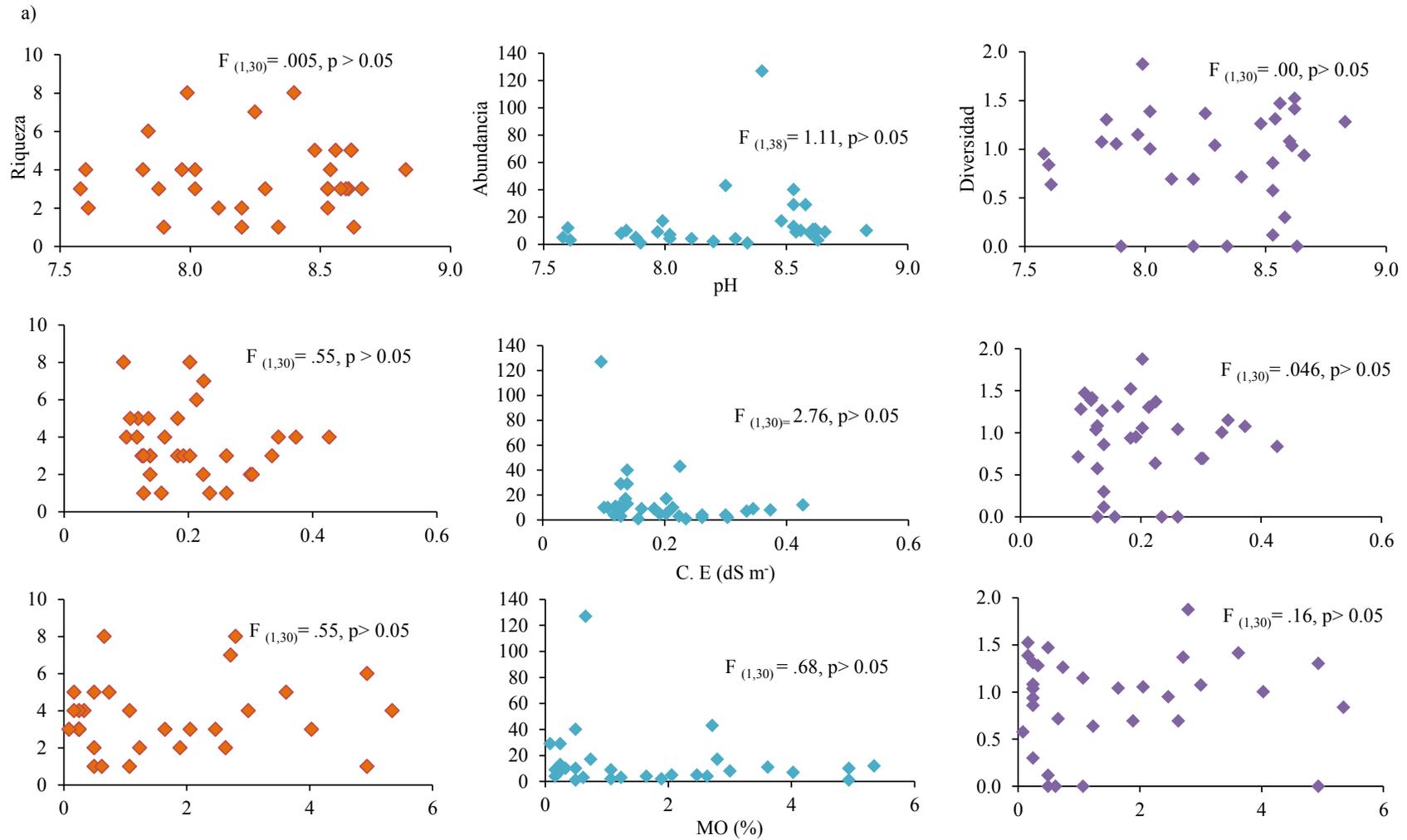


Figura 12. a) Comportamiento de la riqueza, la abundancia de esporas y la diversidad en función del pH, la C.E. y el porcentaje de materia orgánica del suelo en la temporada de secas (n=40).

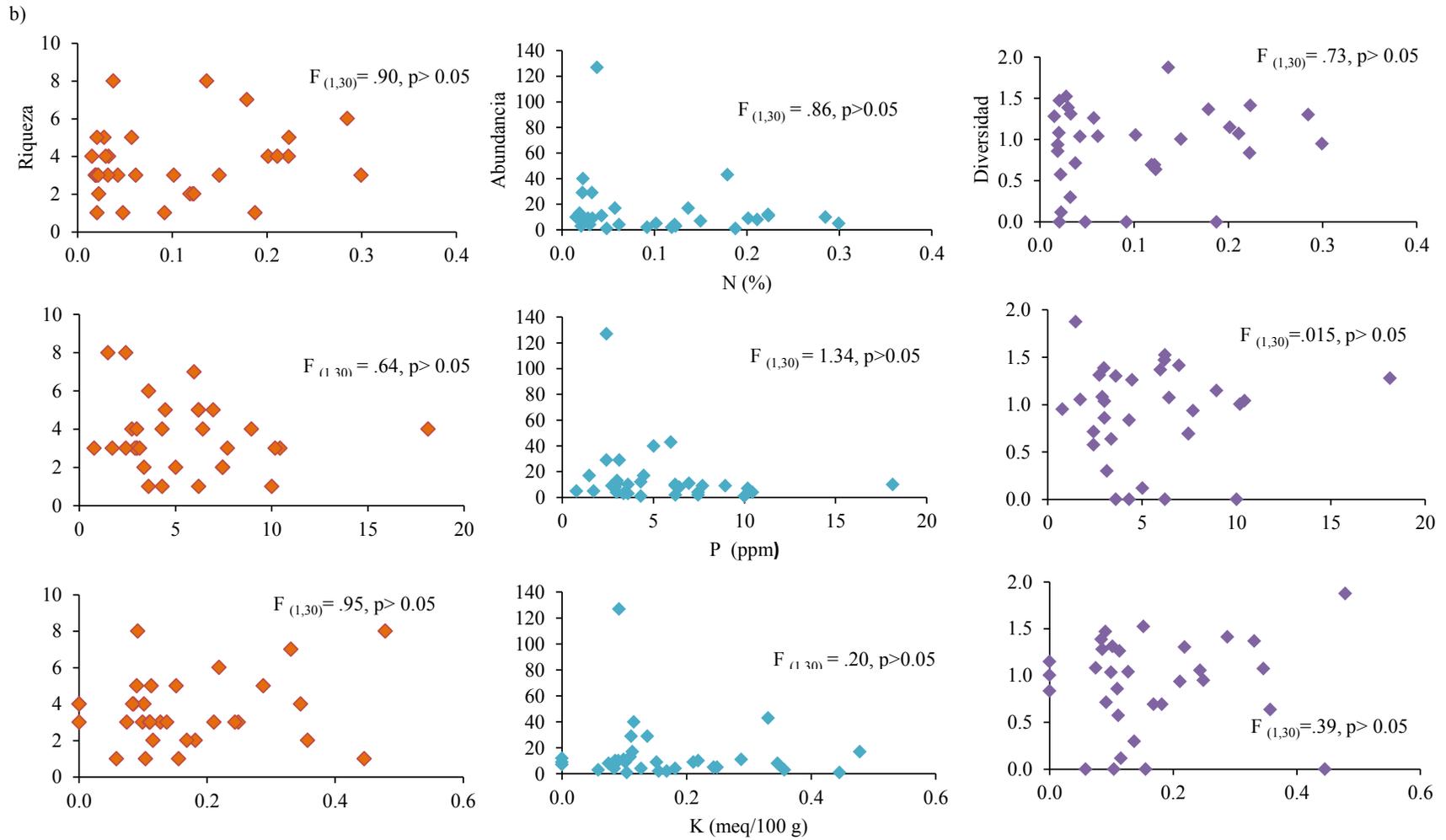


Figura 12. b) Comportamiento de la riqueza, la abundancia de esporas y la diversidad en función del porcentaje de N y de la cantidad de P y K del suelo en la temporada de secas (n=40).

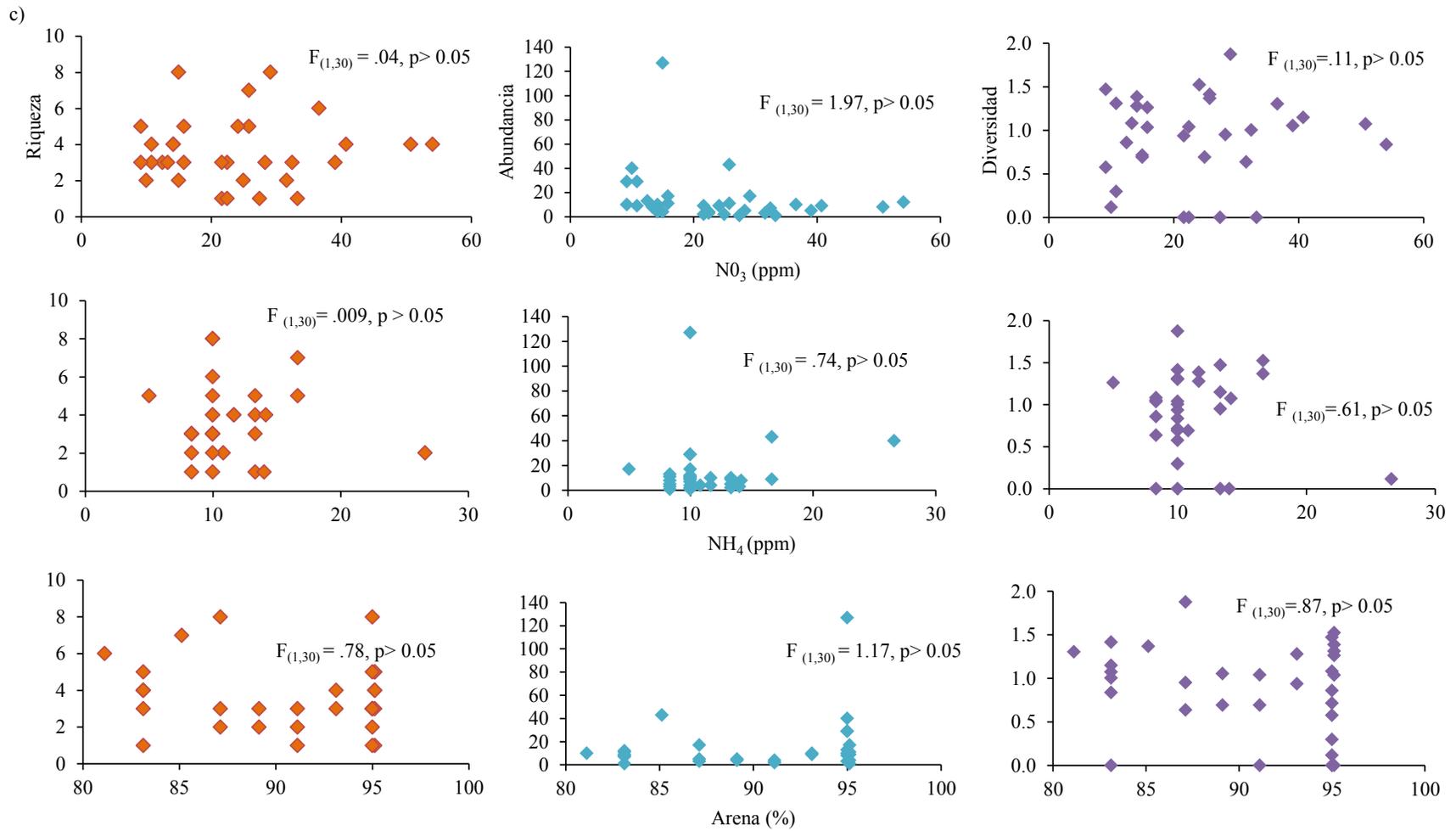


Figura 12. c) Comportamiento de la riqueza, la abundancia de esporas y la diversidad en función de la concentración de  $\text{NO}_3$ ,  $\text{NH}_4$  y el porcentaje de arena del suelo en la temporada de secas (n=40).

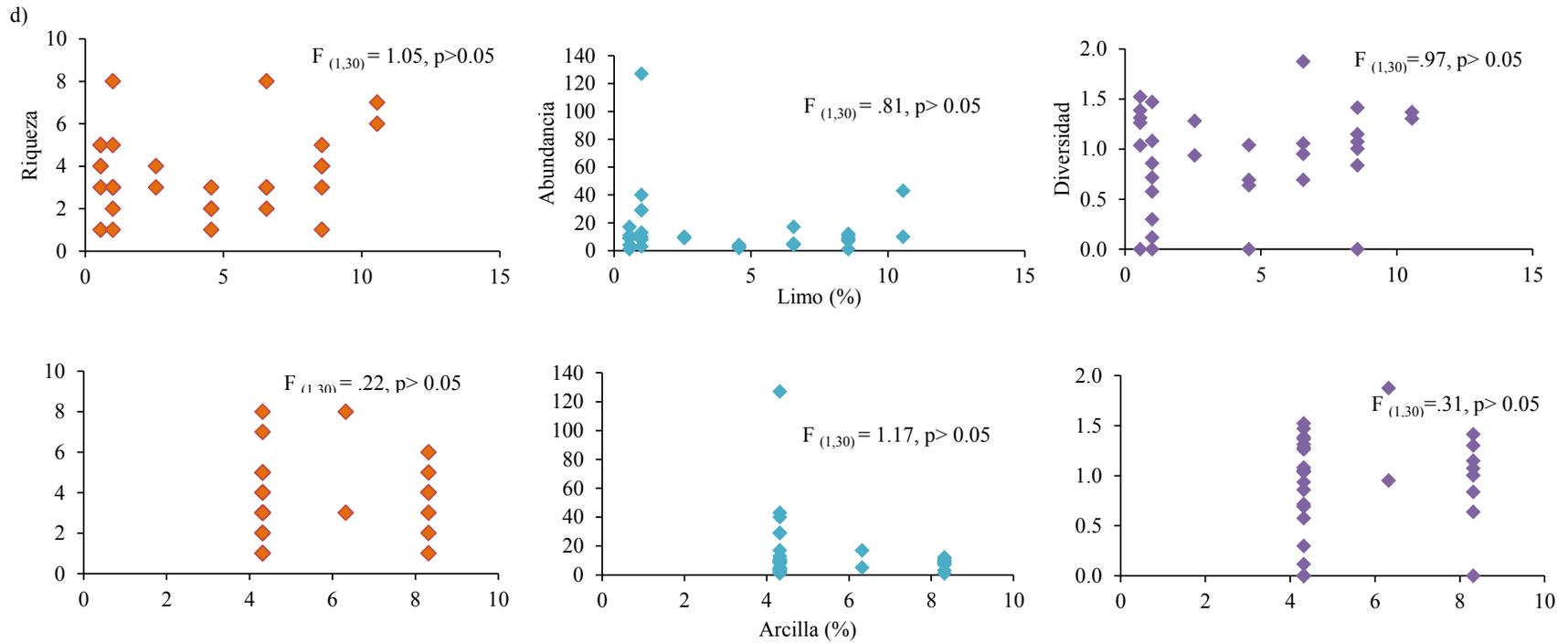


Figura 12. d) Comportamiento de la riqueza, la abundancia de esporas y la diversidad en función de la textura del suelo en la temporada de secas (n=40).

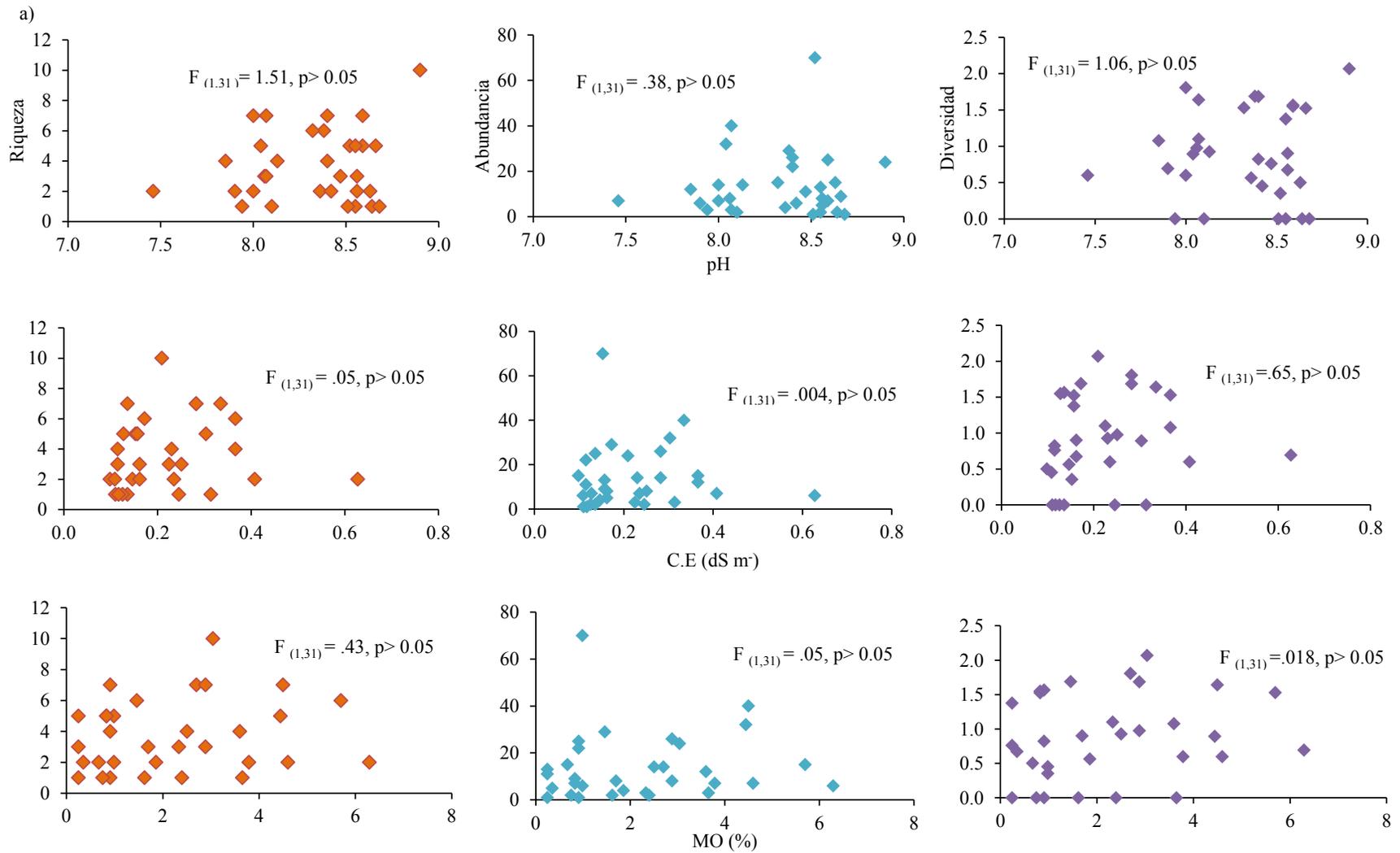


Figura 13. a) Comportamiento de la riqueza, la abundancia de esporas y la diversidad en función del pH, la C.E. y el porcentaje de materia orgánica del suelo en la temporada de lluvias (n=40).

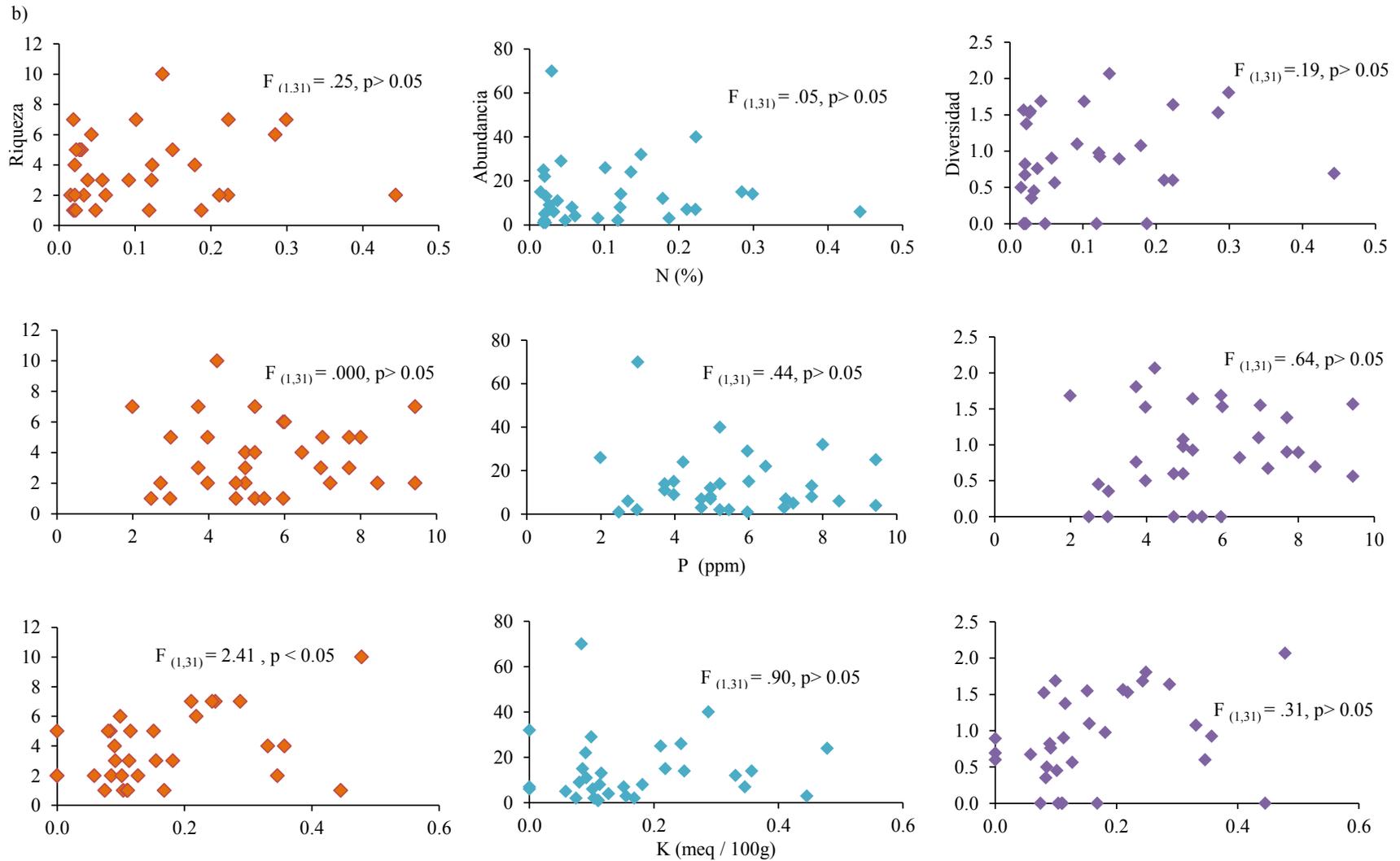


Figura 13. b) Comportamiento de la riqueza, la abundancia de esporas y la diversidad en función del porcentaje de N y de la cantidad de P y K del suelo en latemporada de lluvias (n=40).

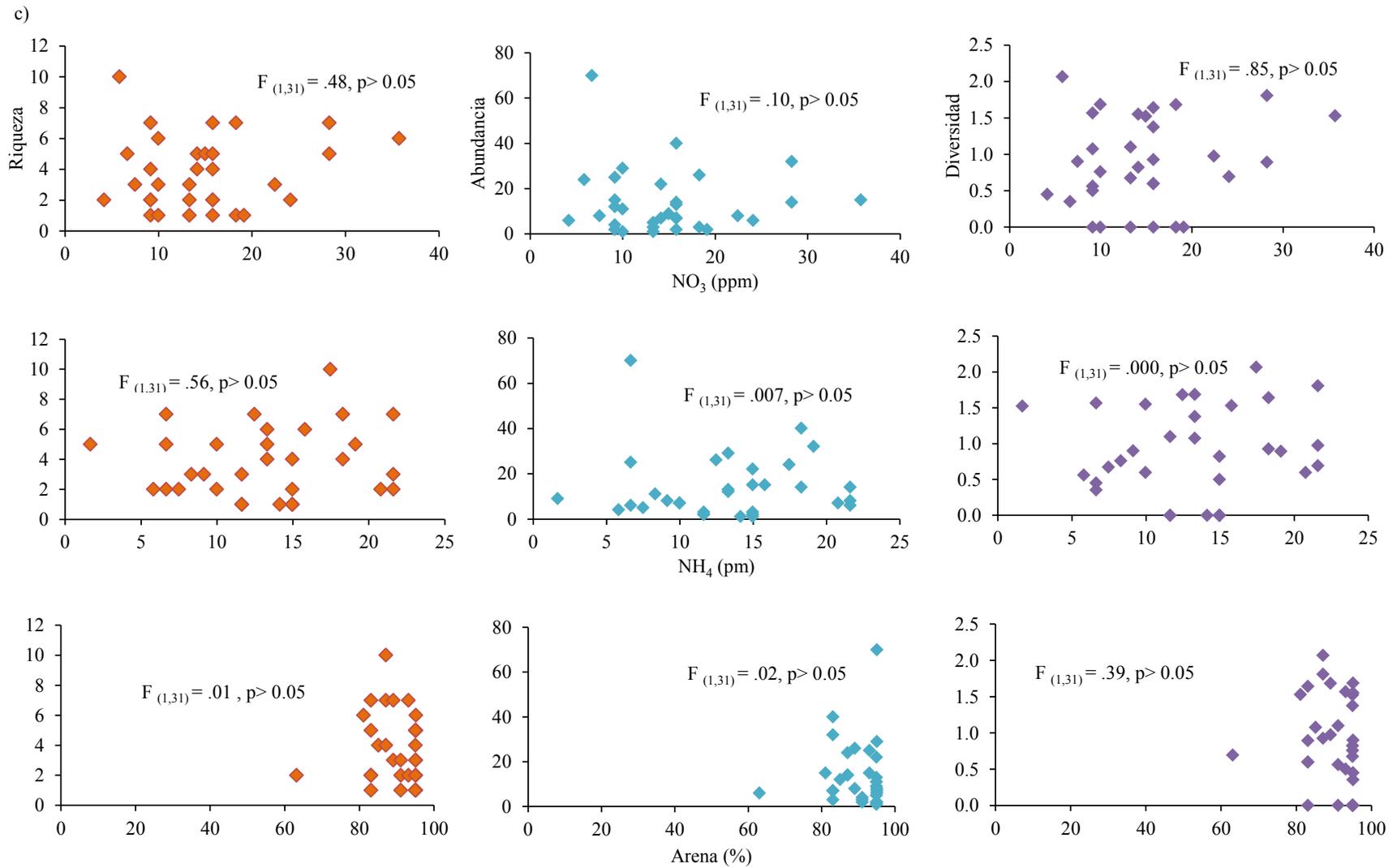


Figura 13. c) Comportamiento de la riqueza, la abundancia de esporas y la diversidad en función de la concentración de NO<sub>3</sub>, NH<sub>4</sub> y el porcentaje de arena del suelo en la temporada de lluvias (n=40).

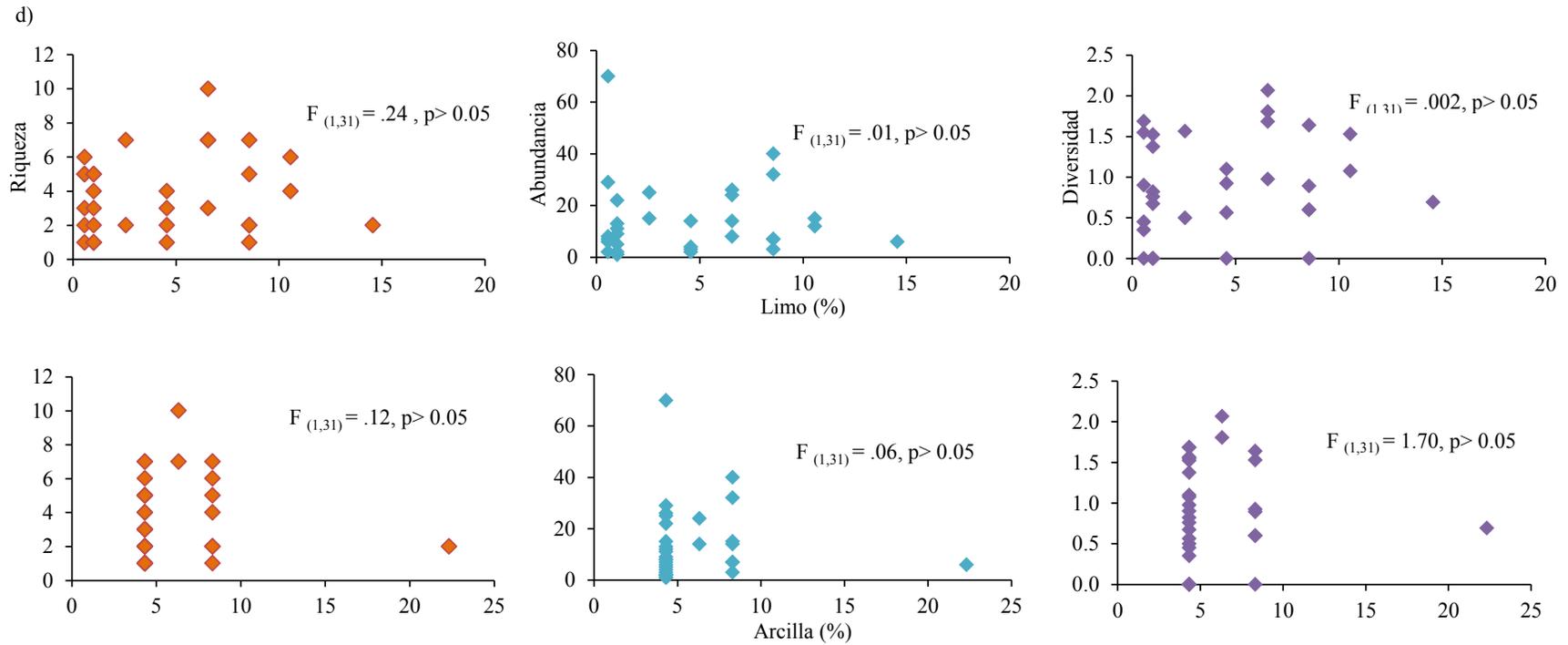


Figura 13. d) Comportamiento de la riqueza, la abundancia de esporas y la diversidad en función de la textura del suelo en la temporada de lluvias (n=40).

## **7.9 Análisis de clasificación**

Se realizaron dos análisis de clasificación, uno de acuerdo a las propiedades edáficas por cada cuadro y, el otro, en función de la composición de especies de HMA por cuadro, para cada temporada por separado, con el fin de explorar desde varios enfoques, la relación de la comunidad de los HMA con las variables abióticas consideradas en este estudio.

### ***7.9.1 Grupos en función de las variables edáficas***

El análisis de clasificación, para cada temporada, separó nuestros cuadros en tres grupos (Figs. 14 y 16). Es importante mencionar que los cuadros pertenecientes a cada grupo son diferentes en cada temporada. Una vez diferenciados los grupos, se determinó en términos de qué variables edáficas fueron diferentes significativamente (Figs. 15 y 17).

Para la temporada de secas, hay diferencias significativas entre los tres grupos en función del potasio intercambiable ( $K^+$ ) y el porcentaje de arena y arcilla y, por el otro lado, no hay diferencias significativas en la CE, el P disponible y el  $NH_4^+$ . El resto de las propiedades, es decir, el pH, el porcentaje de MO, N total, limo y  $NO_3^-$ , son diferentes significativamente sólo para el grupo 3, con valores bajos en todas las propiedades, con excepción del pH que es alto (básico) (Cuadro 5).

Para la temporada de lluvias, se puede observar que los tres grupos son diferentes significativamente en el porcentaje de MO, N total, arena y limo así como el  $NO_3^-$ . No hay ninguna característica físico-química que no sea diferente significativamente en los tres grupos. A diferencia de la temporada de secas en donde solo el grupo 3 muestra diferencias con respecto al grupo 1 y 2; para la temporada de lluvias los tres grupos son diferentes en ciertas propiedades. El grupo 1 es diferente en el P disponible y de  $K^+$  intercambiable, con un valor bajo y alto, respectivamente. El grupo 2 sólo es diferente en el porcentaje de arcilla con un valor alto en comparación con el grupo 1 y 3. Por último, el grupo 3, muestra diferencias en el pH, la CE y el  $NH_4^+$ , con valores bajos con excepción del pH que es alto (básico).

El patrón de valores bajos, intermedios y altos se mantiene en ambas temporadas para las propiedades físico-químicas siendo el  $\text{NH}_4^+$  la única excepción. Donde, en secas el grupo 1 tiene un valor bajo, el grupo 2 intermedio y el grupo 3 alto, mientras que para la temporada de lluvias el valor más bajo corresponde al grupo 3, el intermedio al grupo 1 y el valor más alto al grupo 2 (Cuadro 5).

También es importante señalar que, sin importar la temporalidad, la clasificación, en términos de las variables edáficas, sí muestra un alto nivel de concordancia con el tipo de vegetación, principalmente para el caso de los cuadros de pastizal y matorral que forman un grupo más sólido, correspondiendo a los valores menores de concentración de nutrientes. Para el caso de selva y acahual se reparten en dos grupos y presentan valores altos e intermedios de concentración de recursos (Figs. 14 y 16).

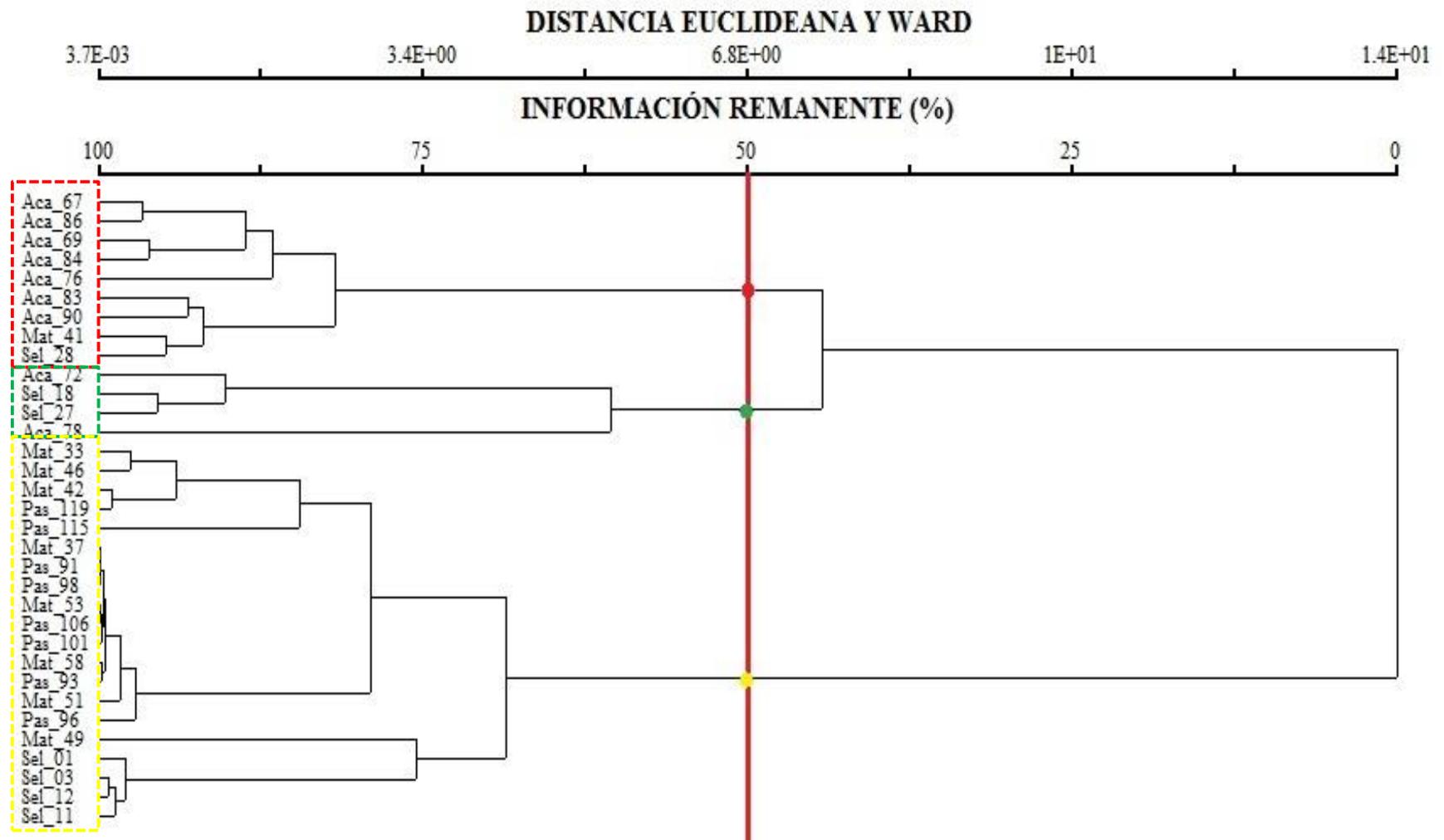
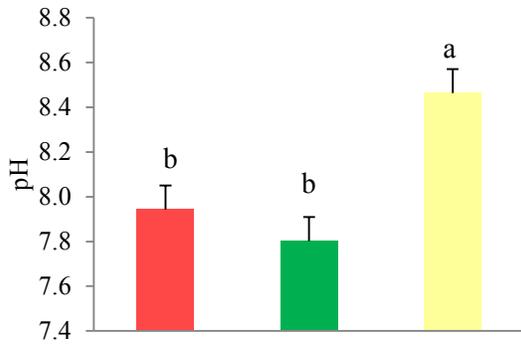
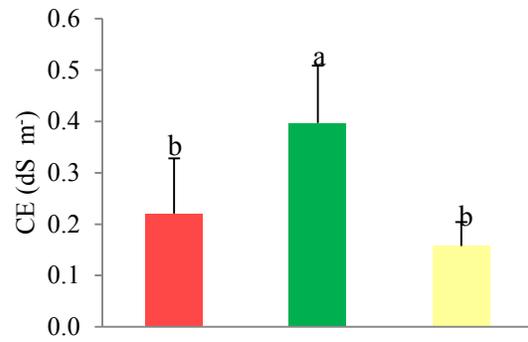


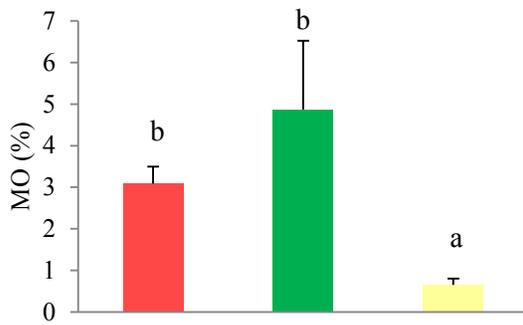
Figura 14. Dendrograma de los grupos obtenidos en función de las propiedades físico-químicas del suelo para la temporada de secas. Las líneas punteadas de color indican los diferentes grupos.



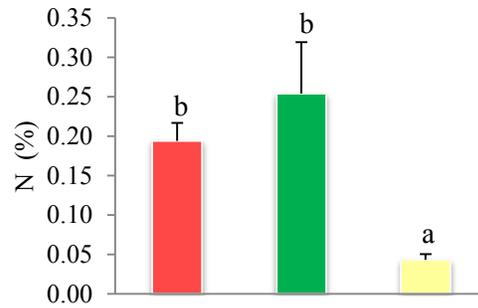
$F_{(1,30)} = 21.32, p < 0.05$



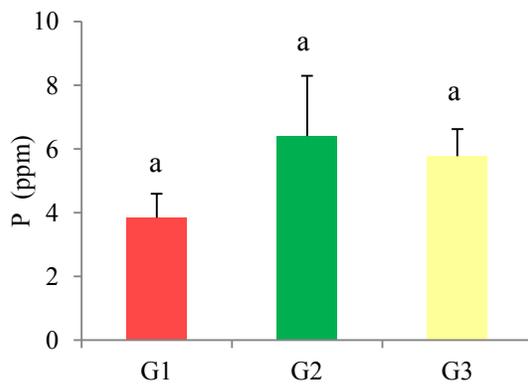
$F_{(1,30)} = 20.81, p < 0.05$



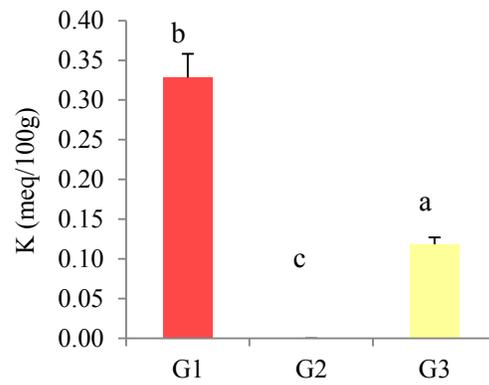
$F_{(1,30)} = 22.13, p < 0.05$



$F_{(1,30)} = 32.81, p < 0.05$



$F_{(1,30)} = 1.17, p > 0.05$



$F_{(1,30)} = 63.35, p < 0.05$

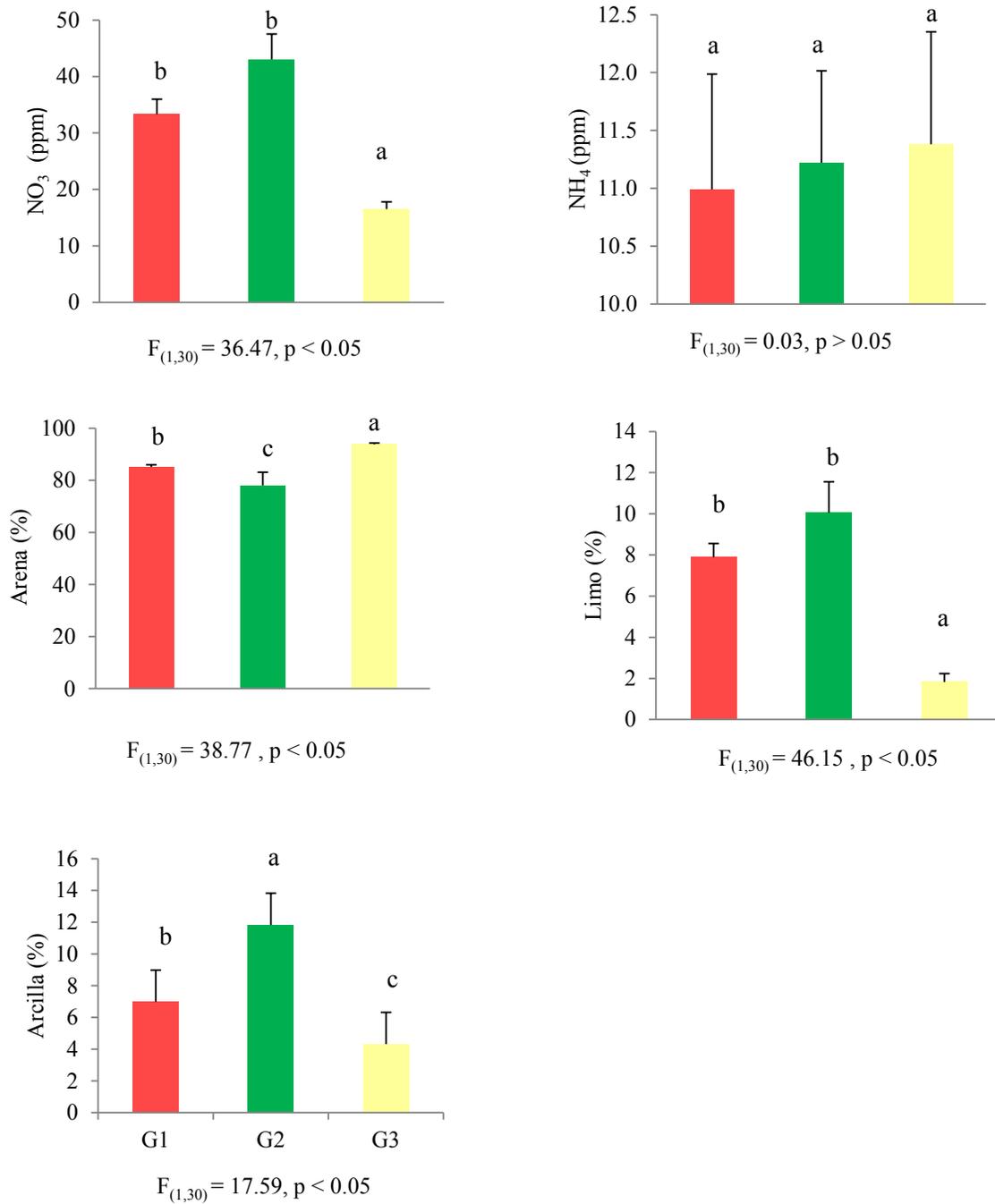


Figura 15. Promedio de variables físico-químicas del suelo ( $\pm 1EE$ ) para la temporada de secas. Letras diferentes indican diferencias significativas de acuerdo a prueba de Tukey ( $p < 0.05$ ).

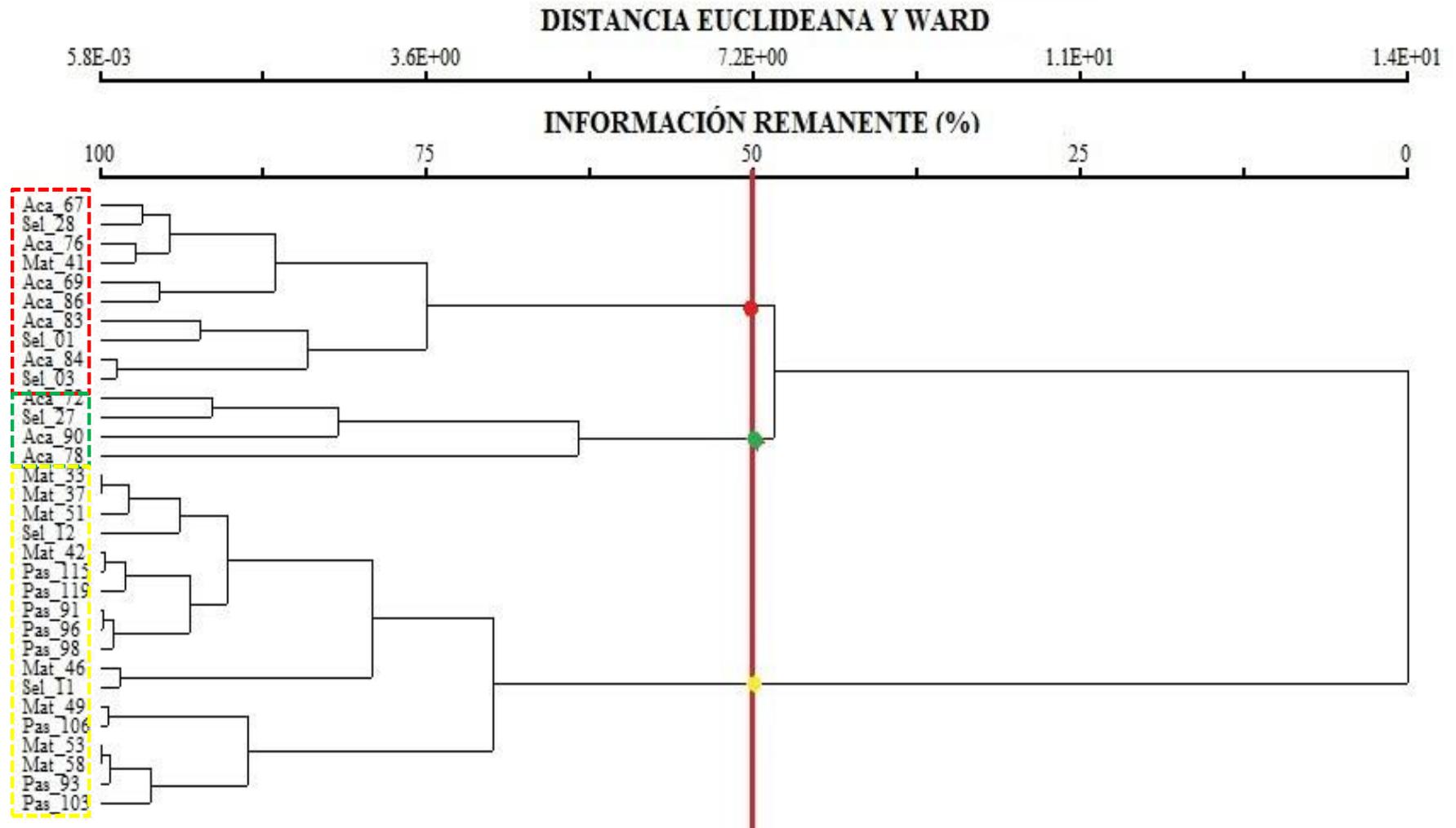
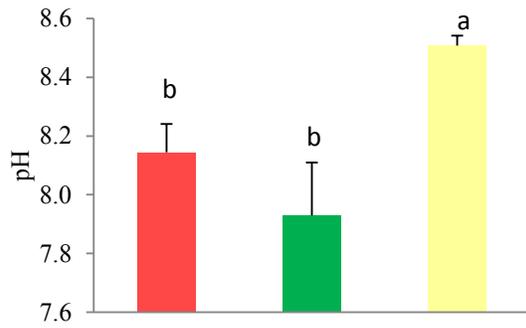
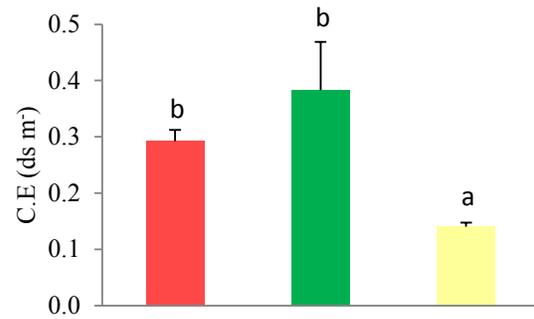


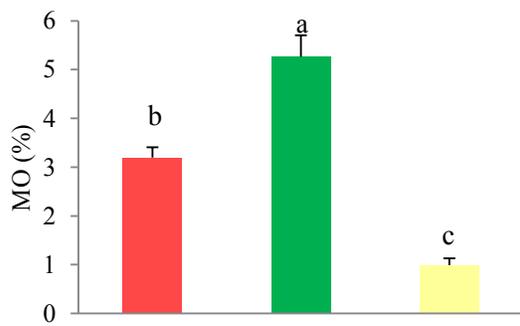
Figura 16. Dendrograma de los grupos obtenidos en función de las propiedades físico-químicas del suelo para la temporada de lluvias. La línea punteada de color indican los diferentes grupos. .



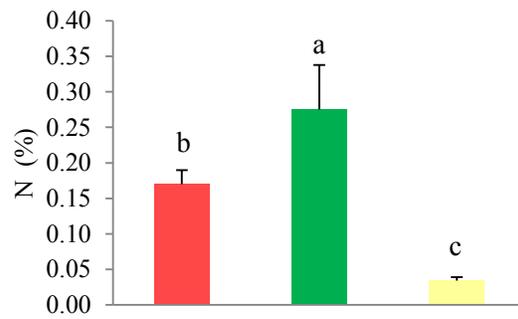
$F_{(1,29)} = 14.35, p < 0.05$



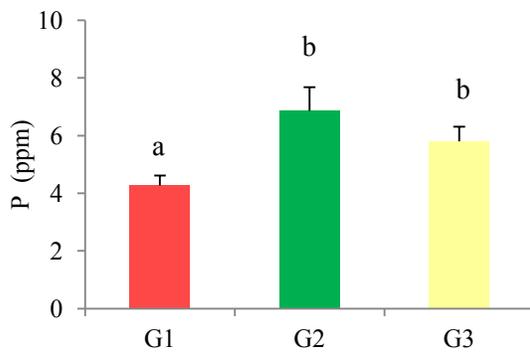
$F_{(1,29)} = 28.30, p < 0.05$



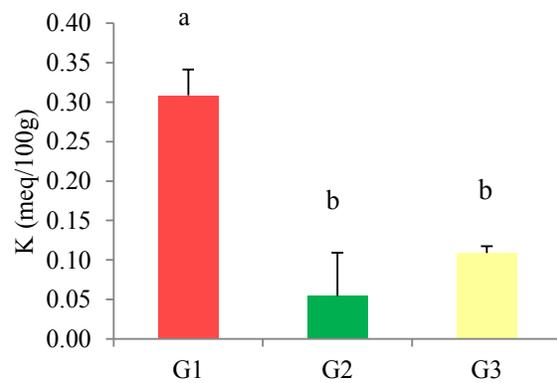
$F_{(1,29)} = 86.61, p < 0.05$



$F_{(1,29)} = 40.80, p < 0.05$



$F_{(1,29)} = 3.57, p < 0.05$



$F_{(1,29)} = 29.54, p < 0.05$

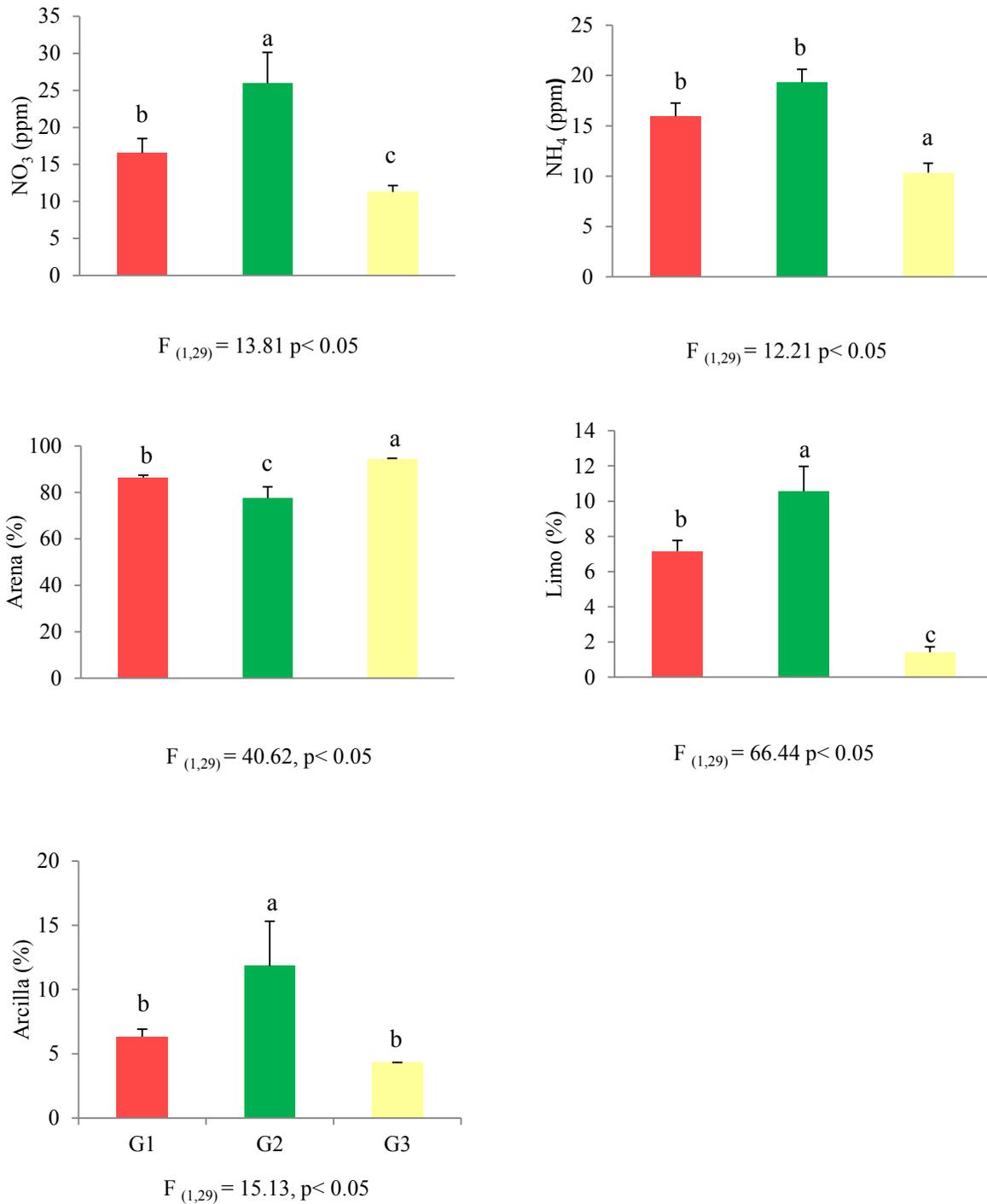


Figura 17. Promedio de variables físico-químicas del suelo ( $\pm 1EE$ ) para la temporada de lluvias. Letras diferentes indican diferencias significativas de acuerdo a prueba de Tukey ( $p < 0.05$ ).

Cuadro 5. Resumen de los grupos formados con base en las propiedades físico-químicas para ambas temporadas.

	Grupo	pH	CE (dS m <sup>-1</sup> )	MO (%)	N (total) (%)	P (ppm)	K (meq /100 g)	NO <sub>3</sub> (ppm)	NH <sub>4</sub> (ppm)	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)
Secas	1	7.94 ± 0.32	0.22 ± 0.07	3.08 ± 1.24	0.19 ± 0.07	3.84 ± 2.26	0.33 ± 0.09	33.34 ± 7.96	10.99 ± 2.99	85.12 ± 2.65	7.89 ± 2	6.99 ± 1.73
	2	7.80 ± 0.22	0.40 ± 0.07	4.87 ± 3.31	0.25 ± 0.13	6.40 ± 3.78	0 ± 0	43.01 ± 8.99	11.22 ± 1.59	78.12 ± 10	10.06 ± 3	11.82 ± 7
	3	8.46 ± 0.21	0.16 ± 0.06	0.65 ± 0.67	0.04 ± 0.03	5.77 ± 3.83	0.12 ± 0.04	16.50 ± 5.76	11.38 ± 4.34	93.97 ± 1.86	1.84 ± 1.79	4.32 ± 0
Lluvias	1	8.15 ± 0.30	0.29 ± 0.06	3.20 ± 0.67	0.17 ± 0.06	4.27 ± 1.07	0.31 ± 0.10	16.54 ± 6.24	15.96 ± 4.11	86.52 ± 2.84	7.16 ± 1.90	6.32 ± 1.89
	2	7.93 ± 0.36	0.38 ± 0.17	5.26 ± 0.89	0.28 ± 0.13	6.85 ± 1.65	0.05 ± 0.11	25.97 ± 8.32	19.32 ± 2.57	77.62 ± 9.71	10.56 ± 2.83	11.82 ± 7
	3	8.51 ± 0.15	0.14 ± 0.03	0.99 ± 0.59	0.03 ± 0.02	5.80 ± 2.15	0.11 ± 0.04	11.27 ± 3.71	10.34 ± 3.99	94.40 ± 1.35	1.42 ± 1.29	4.32 ± 0

Alto	Intermedio	Bajo	No hay diferencia significativa
------	------------	------	---------------------------------

Cuadro 6. Especies de HMA en los grupos generados en función de las propiedades físico-químicas del suelo. “Relación de especies”: especies que se encuentran en todos los cuadros que conforman al grupo. “Especies únicas”: especies que sólo se encuentran en ese grupo. Los números indican el grupo de acuerdo al Cuadro 5.

Secas	Relación de especies	Riqueza	Especies exclusivas	Lluvias	Relación de especies	Riqueza	Especies exclusivas
1	<i>F. geosporus</i> - <i>A. elegans</i>	15	<i>S. rubiformis</i>			19	<i>A. elegans</i>
2	<i>F. geosporus</i> - <i>Sc. sp. 2</i>	9	<i>C. claroideum</i> <i>A. morrowiae</i>	1	<i>F. geosporus</i> - <i>Sc. sp. 2</i>		<i>Gl. microcarpum</i> <i>A. mellea</i>
3	<i>F. geosporus</i> - <i>Sc. sp. 2</i> <i>Gl. minutum</i> - <i>A. scrobiculata</i>	19	<i>G. sp.1</i> <i>C. etunicatum</i> <i>Gl. tenebrosum</i> <i>Gl. microaggregatum</i> <i>Gl. deserticola</i> <i>Sc. gilmorei</i>	2 3	<i>F. geosporus</i> - <i>Rh. fasciculatus</i> <i>F. geosporus</i> - <i>A. scrobiculata</i>	10 20	<i>C. etunicatum</i> <i>C. claroideum</i> <i>Gl. microaggregatum</i> <i>Gl. sp. 2</i> <i>Gl. tortuosum</i> <i>Sc. dipurpureus</i> <i>Sc. aff. pellucida</i>

### **7.9.2 Grupos en función de las especies de HMA**

Al realizar un análisis minucioso de las especies que se encontraban en cada cuadro que formaban los grupos se encontró que los grupos se definen por la presencia de ciertas especies fúngicas (Cuadro 7) y que no coinciden con aquéllos formados por los atributos edáficos.

Para la temporada de secas y lluvias los grupos que se forman son siete (Fig. 18 y 19). Los grupos 3, 4, 5 y 7 (secas) y los grupos 6 y 7 (lluvias) son definidos por especies que sólo se encuentran en ese grupo. Mientras que los grupos 1, 2 y 6 (secas) y los grupos 1, 2, 3 y 4 (lluvias) se caracterizan por tener especies que se encuentran en todos los cuadros que conforman cada grupo. El grupo 5 (lluvias) es el único grupo cuya “relación de especies” no es clara. También se puede observar que la riqueza de especies varía en cada grupo al igual que las especies únicas en cada temporada.

En este caso, contrario a las variables edáficas, la temporalidad sí genera dos clasificaciones diferentes, y los grupos que tenemos no empataron con aquellos de las variables edáficas ni con el tipo de vegetación (Figs. 18 y 19).

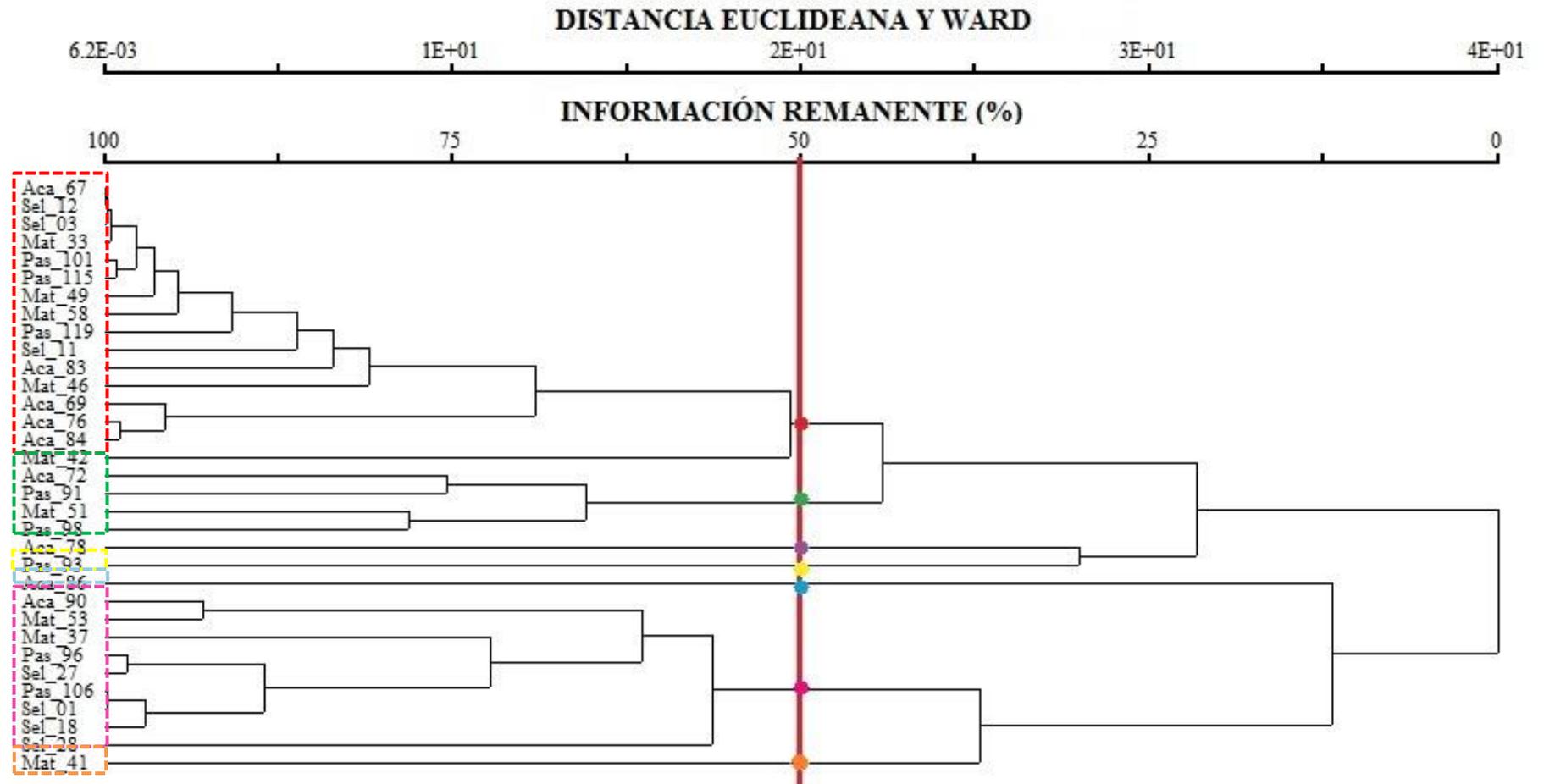


Figura 18. Dendrograma de secas, en donde los grupos se forman en función de la composición de especies de HMA por cuadro. Cada grupo está representado por un punto de diferente color.

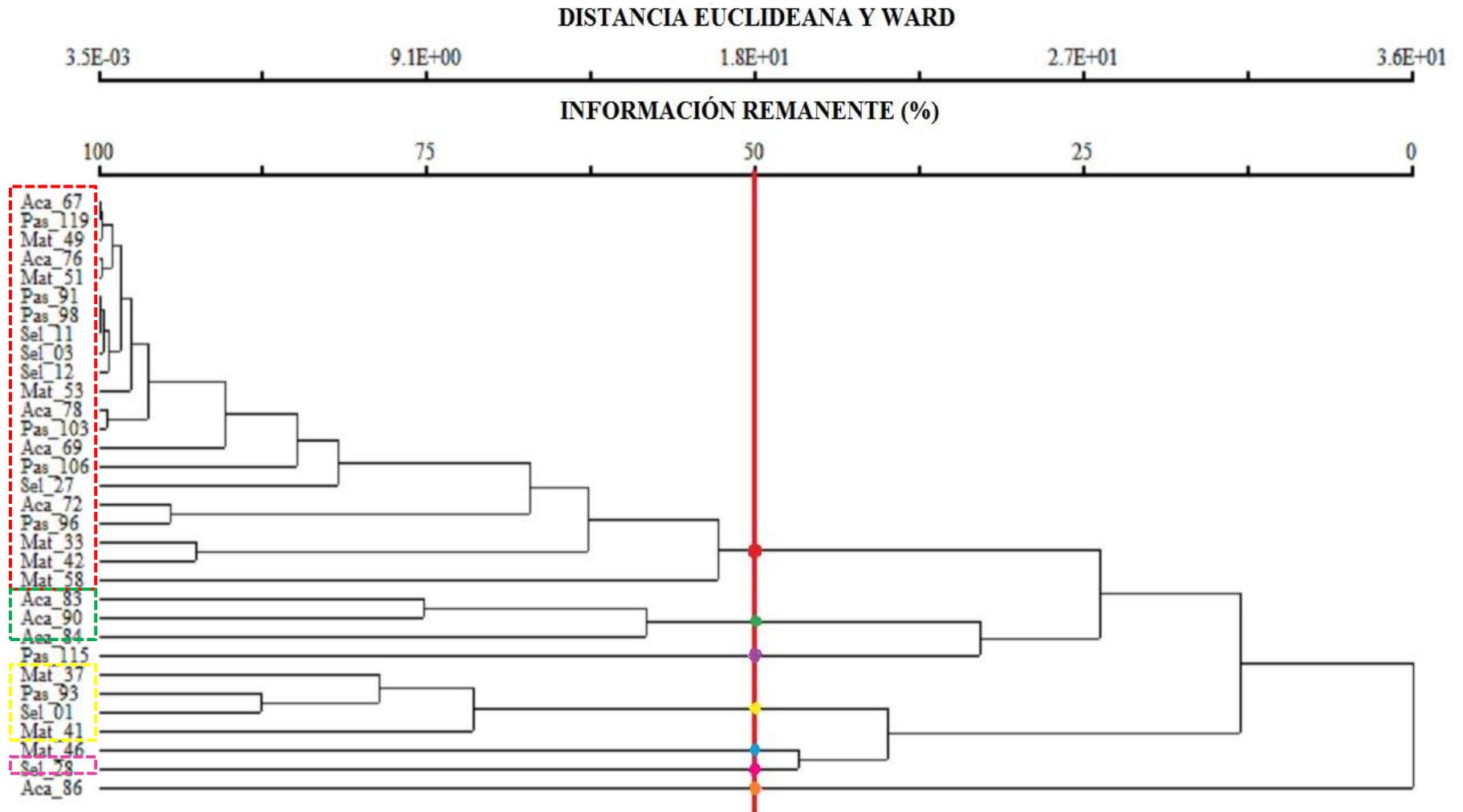


Figura 19. Dendrograma para la temporada de lluvias en función de las especies de HMA. Cada grupo está representado por un punto de diferente color.

Cuadro 7. Resumen de los grupos en función de las especies de HMA. “Relación de especies”: especies que se encuentran en todos los cuadros que conforman al grupo. “Especies únicas”: especies que sólo se encuentran en ese grupo. “\*”: no se encontró ninguna relación de especies o especies únicas. Los colores indican el grupo con respecto al cluster.

Secas Grupos	Relación de especies	Riqueza	Especies únicas
1	<i>F. geosporus-Gl.minutum-Sc.sp.2</i>	15	<i>G.sp.1</i> <i>A.sp.2</i> <i>Sc. sp.1</i> <i>Gl. microaggregatum</i>
2	<i>F.geosporus- D.erythropus</i>	10	*
3	*	5	<i>C.claroideum</i>
4	*	8	<i>Sc.gilmorei</i>
5	*	8	<i>Rh. fasciculatus</i>
6	<i>F. geosporus- Sc.sp.2</i>	14	<i>A.sp.1</i> <i>Gl. tenebrosus</i>
7	*	7	<i>A. mellea</i>
<b>Lluvias</b>			
1	<i>F.geosporus- A.scrobiculata-Sc.sp.2</i>	18	<i>Gl.sp.2</i> <i>Gl. tortuosum</i> <i>A.sp.1</i>
2	<i>F.geosporus-Rh. fasciculatus-Sc.sp.2</i>	11	<i>Gl. sp. 3</i>
3	<i>Sc. dipurpurescens- Sc. aff. pellucida</i>	5	<i>Sc. dipurpurescens</i>
4	<i>G. candida- Sc.sp. 2</i>	9	<i>Sc. aff. pellucida</i> <i>Gl. microcarpum</i>
5	*	7	*
6	*	7	<i>A. mellea</i>
7	*	10	<i>A. morrowiae</i> <i>C. etunicatum</i> <i>S. rubiformis</i>

### 7.10 Análisis de Correlación Canónica (ACC)

Al realizar el análisis para cada temporada se obtuvieron los siguientes resultados. Para la temporada de lluvias el porcentaje de varianza explicada por el eje 1 fue de 7.1% y por el eje 2 de 6.4% dando un total de 13.5% (Fig. 20). Para la temporada de secas el porcentaje de varianza explicada por el eje 1 es de 6.3% y por el eje 2 de 5.7% dando un total de 12% (Fig. 22).

Para la temporada de lluvias, la única variable asociada al eje 2 es el  $\text{NH}_4^+$  (Fig. 20) y al observar la distribución de las especies en función de la variable se puede observar que *F. geosporus* y *Sc. sp. 2*, son de las especies más abundantes y podrían estar asociadas con valores intermedios de  $\text{NH}_4^+$  (Fig. 21).

En la temporada de secas las variables edáficas involucradas son: arena, pH, N total, P,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ , arcilla, MO y K. Observamos que la distribución de nuestros grupos, resultantes de la clasificación en función de las especies de HMA, se asocian a ciertas propiedades edáficas, el grupo 2 (verdes) y 6 (rosas) cuya relación de especies fue “*F. geosporus*- *D. erythropus* y *F. geosporus*-*Sc. sp. 2*” pueden estar determinados por altas concentraciones de P, así como altos contenidos de arena y pH. Contrario al grupo 7 (anaranjado) cuyas especies se encuentran asociadas con valores bajos de P. Por otra parte, el grupo 4 (amarillos) son especies que pueden encontrarse en suelos con alto % de arena y valores de pH básico (8.4) pero bajo contenido de MO, arcilla y  $\text{NO}_3^-$  (Fig. 22). En cuanto a las especies más abundantes para esta temporada, *F. geosporus* y *Sc. sp. 2* se encuentran asociadas a valores intermedios de las variables edáficas, mientras que *Gl. minutum* a suelos con altos contenidos de arena y pH, contrario a una de las especies menos abundantes *S. rubiformis* (Fig. 23).

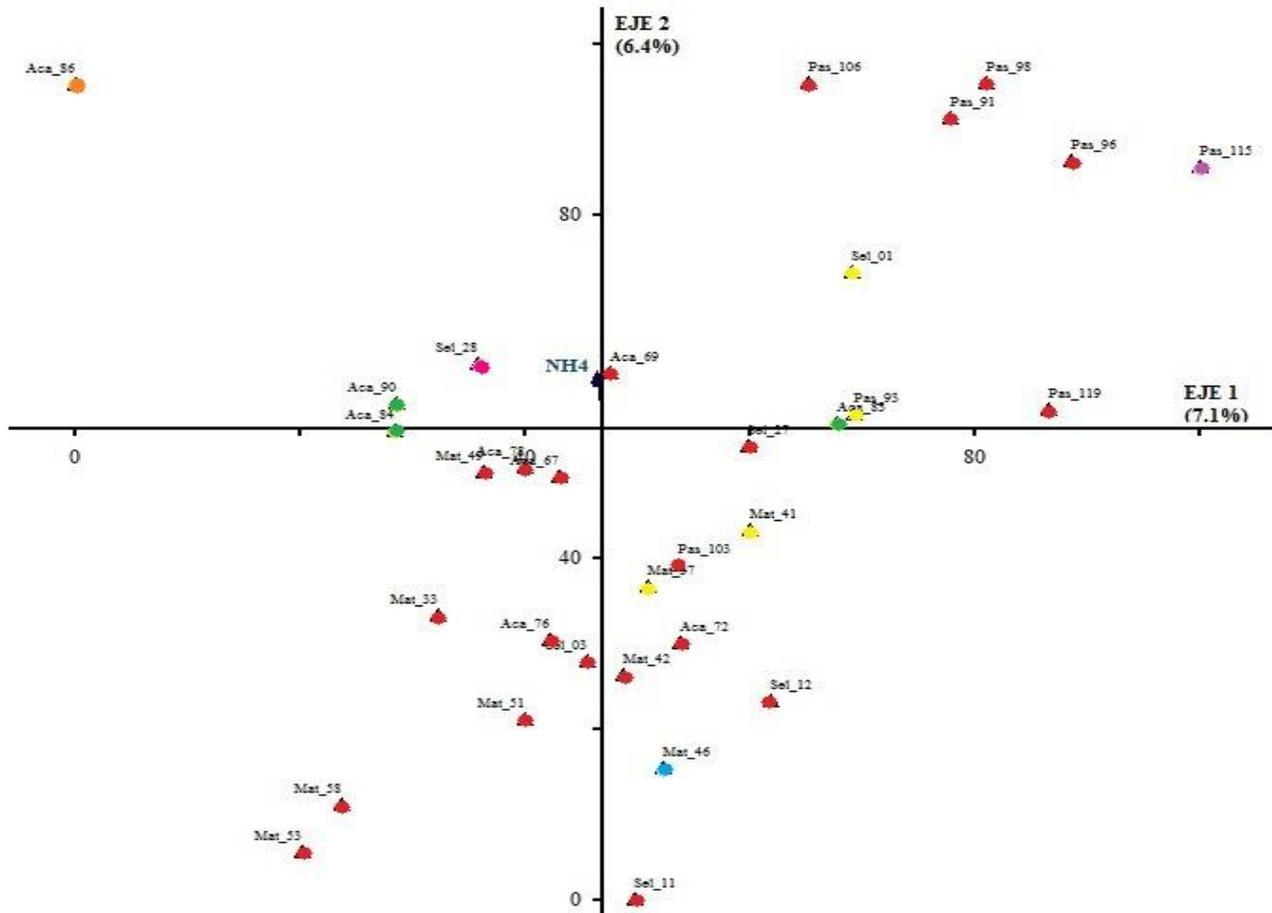


Figura 20. Análisis de correspondencia canónica para la temporada de lluvias. Los puntos corresponden a los cuadros de muestreo y los colores se encuentran en función de los grupos que se formaron con base en las especies de HMA en el análisis de clasificación.

Pas = pastizal, Mat = matorral, Aca = acahual, Sel = selva.

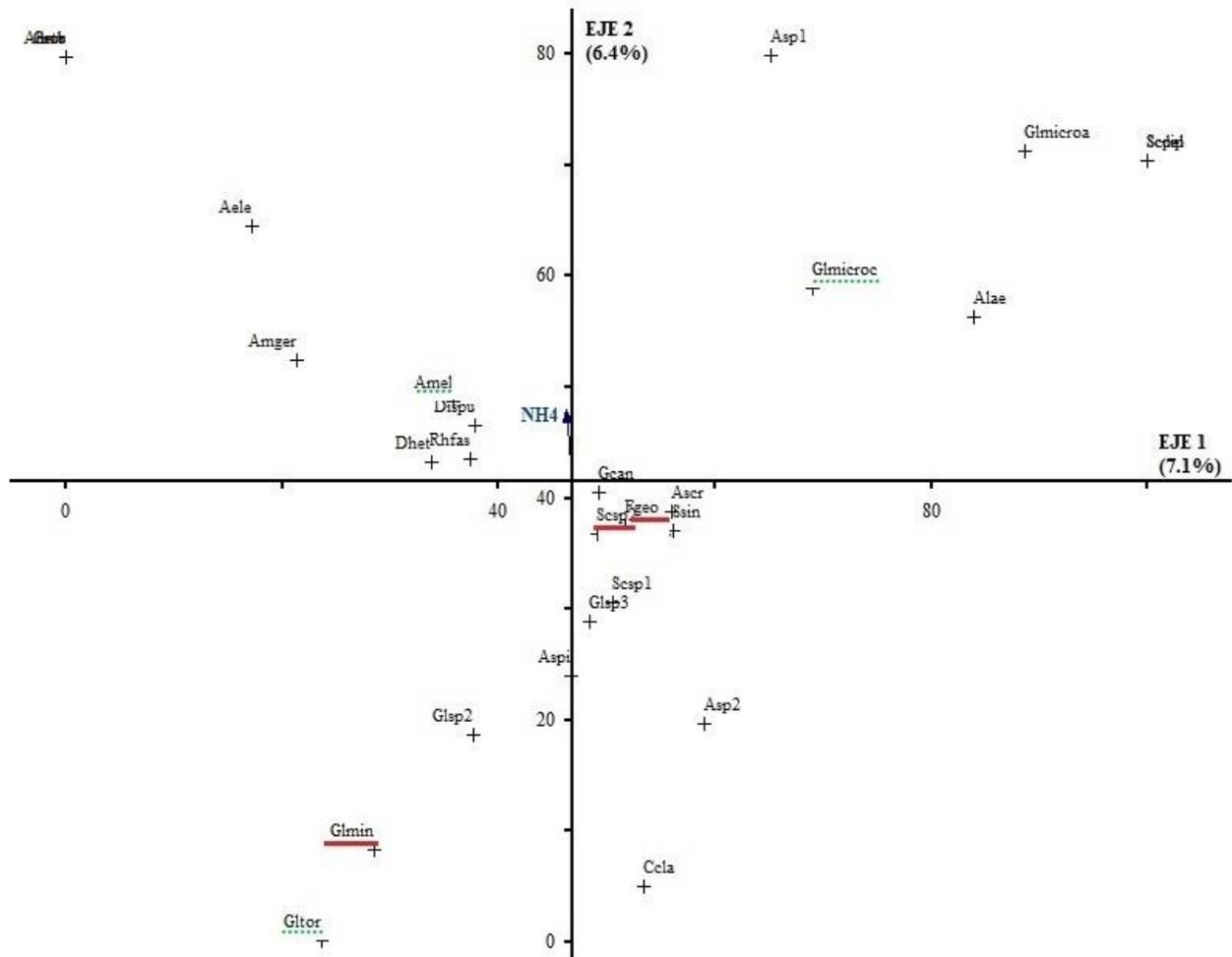


Figura 21. Análisis de correspondencia canónica para la temporada de lluvias. Los puntos representan las especies de HMA (ver Cuadro 1 para nomenclatura). Aquellas que están subrayadas en color verde (línea punteada) fueron las especies menos abundantes y las subrayadas en rojo (línea sólida) fueron las más abundantes.

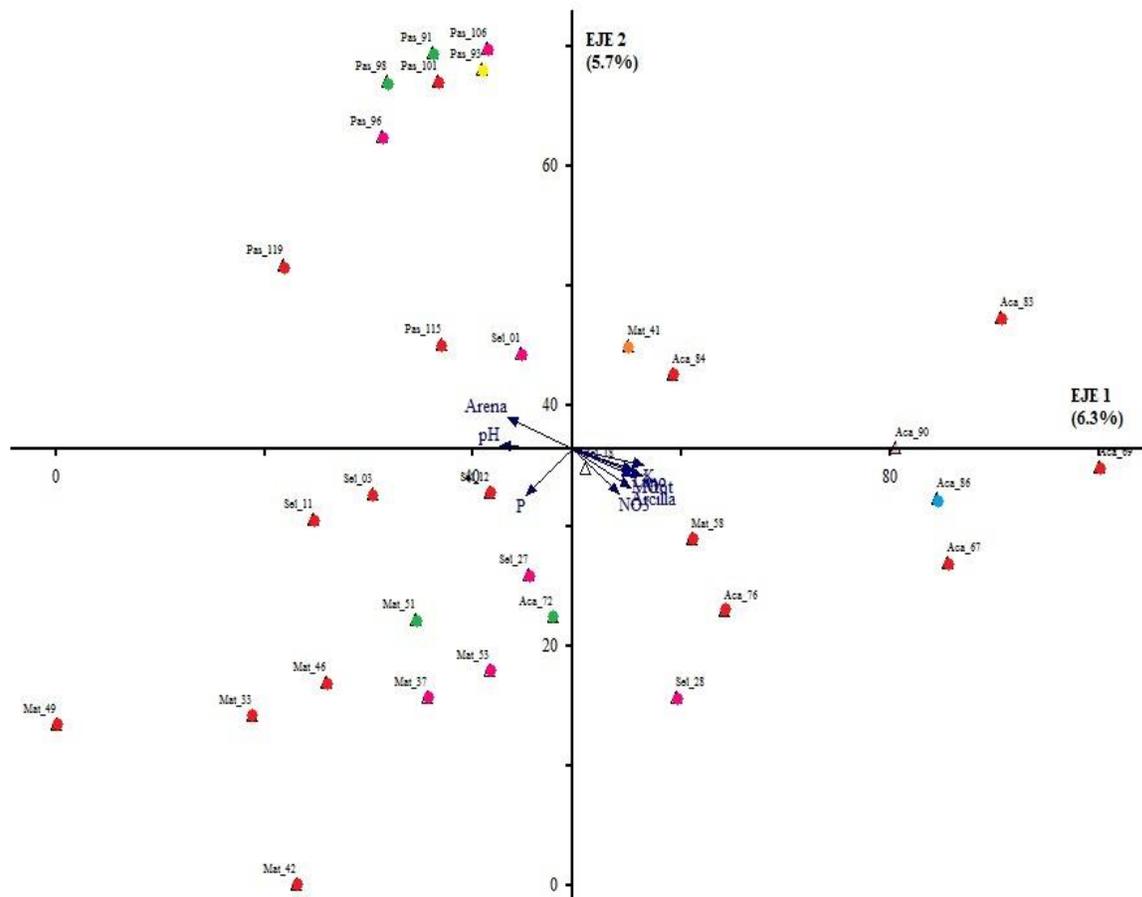


Figura 22. Análisis de correspondencia canónica para la temporada de secas. Los puntos corresponden a los cuadros de muestreo y los colores se encuentran en función de los grupos que se formaron con base en las especies de HMA en el análisis de clasificación.

Pas = pastizal, Mat = matorral, Aca = acahual, Sel = selva.

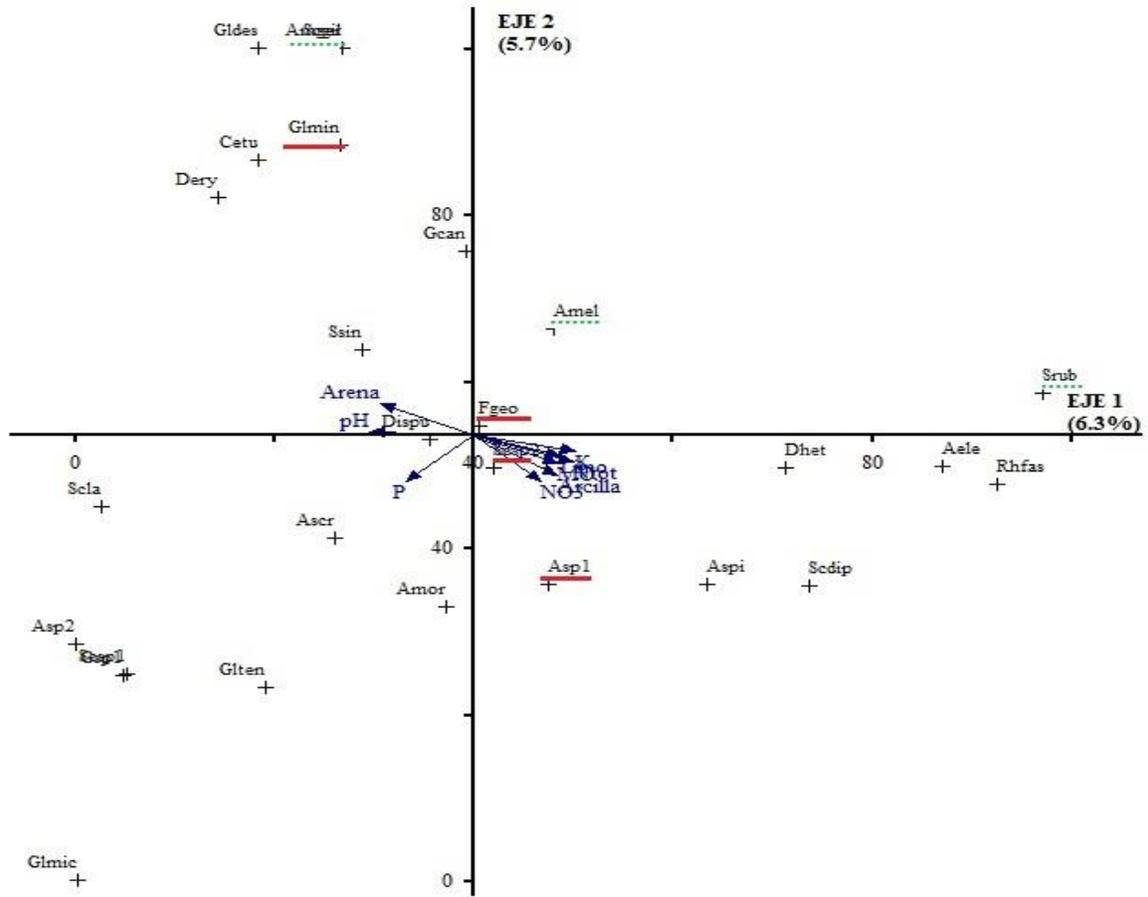


Figura 23. Análisis de correspondencia canónica para la temporada de lluvias. Los puntos representan las especies de HMA (ver Cuadro 1 para nomenclatura). Aquellas que están subrayadas en color verde (línea punteada) fueron las especies menos abundantes y las subrayadas en rojo (línea sólida) fueron las más abundantes.

## 8. DISCUSIÓN

### 8.1. Riqueza y composición

Las especies reportadas de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en el mundo son aproximadamente 250 representadas en 18 géneros (Redecker *et al.*, 2013). Los registros más actualizados en México, han reportado un total de 95 especies (Montaño *et al.*, 2012). En El Morro de la Mancha, Veracruz encontré 35 especies de HMA, que representan el 16% de las especies conocidas mundialmente y el 36% de las especies en México.

La riqueza de especies de HMA de El Morro puede considerarse alta al compararla con estudios realizados en sistemas similares, en donde fluctúa entre 28 (Picone, 2000; Mangan *et al.*, 2004) hasta 61 (Stürmer y Siqueira, 2011). Para cada una de las temporadas se registró 29 especies, es decir, no hubo diferencias significativas entre temporadas. Es probable que la riqueza sea mayor usando técnicas moleculares (Hempel *et al.*, 2007) o al realizar muestreos bimestrales como algunos autores lo han propuesto (Gemma *et al.*, 1989).

Por otra parte, la composición de especies puede ser un excelente indicador del estado de conservación de nuestros sitios. En el Morro, el mayor número de especies corresponde al género *Glomus*, seguido de *Acaulospora*, mientras que otros géneros como *Claroideoglomus*, *Dentiscutata*, y *Gigaspora* sólo son representados por dos especies; y *Ambispora*, *Diversispora*, *Funneliformis* y *Rhizophagus* por una. Este patrón en donde solo pocos géneros son los más comunes y la mayoría son raros, corresponde al patrón mencionado por Rosendahl (2008), quien señala que las comunidades de HMA siguen el patrón de distribución de muchos organismos.

Varios estudios en sistemas tropicales han identificado este mismo patrón, en donde *Glomus* y *Acaulospora* son los géneros con mayor número de especies (Lovelock *et al.*, 2003; Mangan *et al.*, 2004; Peña-Venegas *et al.*, 2007; Guadarrama *et al.*, 2007; Stürmer y Siqueira, 2011; Sánchez- Gallen, 2011). Varios autores coinciden en que la dominancia de *Glomus* se puede deber a su historia evolutiva, ya que es el género con mayor número de especies y más antiguo. Otra probable explicación por la cual los géneros *Glomus* y *Acaulospora* cuentan con el mayor número de especies en comparación con los otros géneros se puede deber al tiempo de colonización ya que Hart y Reader (2002), en un experimento realizado en invernadero,

encontraron que estos géneros comienzan la colonización de las raíces una semana después de ser inoculados, mientras que las especies de *Gigaspora*, género representado por pocas especies, comienza 4 o 7 semanas después. Aunque este experimento se llevó a cabo en invernadero es un factor importante a tener en consideración en los sistemas naturales.

Sin embargo, en El Morro para la temporada de secas y de lluvias no es *Glomus*, el género con mayor número de especies sino *Acaulospora*. Al respecto Zerihun *et al.* (2013) mencionan que la dominancia de *Acaulospora* puede estar relacionada con sus características de esporulación, ya que producen esporas pequeñas en un corto periodo de tiempo en comparación con esporas de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora*.

A nivel de especie, hay diferencia en la comunidad de HMA entre temporadas, en donde cada una registra seis especies como exclusivas. Gemma *et al.* (1989) aluden la presencia de una especie en una determinada temporada a diferentes factores tales como la acumulación de raíces en senescencia, temperatura, luz, producción de fotosintatos, así como exudados de la raíz y su propia fisiología. A su vez, se debe tomar en cuenta que la detección de especies en el suelo se llevó a cabo a través de la identificación de esporas, por lo tanto, su presencia también está determinada por el periodo de esporulación de las mismas. Hay registros de que los periodos de esporulación son diferentes entre especies, por ejemplo, *Acaulospora scrobiculata* tiene el periodo máximo de esporulación entre el mes de agosto y octubre mientras otras, como *Scutellospora pellucida*, presentan dos periodos de esporulación que corresponden a los meses de agosto-octubre y febrero-mayo. Oehl *et al.* (2003) también observaron en cultivos trampa, bajo condiciones de temperatura no regulada que existe un patrón en la esporulación de los HMA, en donde, las especies de *Glomus* son las primeras en esporular, mientras que especies de *Acaulospora* lo hacen después del período invernal y las especies de *Gigaspora* esporulan sólo entre octubre y diciembre.

## **8.2. Abundancia de esporas**

Como se mencionó anteriormente, las esporas han sido las estructuras utilizadas en la mayoría de los estudios para analizar la comunidad de HMA. De manera que fluctuaciones en la abundancia de esporas en el suelo puede ser indicativo de cambios en la comunidad.

En el sitio de estudio, no hubo diferencias significativas en la abundancia total de esporas al compararla entre temporadas, contrario a lo que se esperaba dado que son estructuras de resistencia al estrés y su abundancia es más patente en la temporada de secas (Guadarrama *et al.*, 2007; Lovelock *et al.*, 2003). Aunque, por especie, 15 de las 35 especies fueron más abundantes en la temporada de lluvias comparado con la de secas, este resultado coincide con Camargo *et al.* (2005) y Wang *et al.* (2014) para ambientes semiáridos. Deepika y Kothamasi (2014) sugieren que la abundancia de esporas es mayor en lluvias debido a la humedad del suelo. Ellos han observado que en condiciones de humedad entre 15 y 20% las especies tienen la misma capacidad para colonizar las raíces de las plantas y sugieren que las condiciones de humedad en el suelo son diferentes entre sitios, permitiendo que diferentes especies de HMA se desarrollen en función de su tolerancia a la cantidad de agua presente en el suelo. En este mismo sentido, Hawkes *et al.* (2011) establecen que la comunidad puede cambiar si hay diferencias entre las condiciones óptimas de agua para cada hongo o porque la precipitación afecta a la planta hospedera.

Por otra parte, Camargo *et al.* (2005) atribuyen la diferencia en número de esporas a patrones estacionales de esporulación que varían dependiendo de la especie de HMA y de la planta hospedera, así como a procesos físicos y químicos del suelo como son la fertilidad, humedad del suelo, profundidad, etc. Asimismo, señalan que la diferencia puede deberse a diferentes estrategias de supervivencia de las especies de HMA, dado que su ciclo de vida presenta una alta adaptación al ambiente que los rodea. Wang *et al.* (2014) por su parte, mencionan que la humedad del suelo induce el crecimiento de las raíces y de la planta, de manera que la cantidad de C que transfiere al hongo para el crecimiento de micelio y esporulación es mayor durante la temporada de lluvias.

*Glomus* fue el género con mayor abundancia de esporas representando el 34% total de las esporas; este resultado coincide con el patrón de abundancia de Dumbrell *et al.* (2010) en donde señalan que la especie dominante es 3.5 veces más abundante que la segunda y representa alrededor del 40% de la abundancia total; a su vez coincide con la mayoría de los reportes tanto de sistemas naturales como de invernadero. Blaskowski *et al.* (1994) señalan que el 45% de las esporas aisladas pertenecen a *Glomus* al igual que Mangan *et al.* (2004) en selva húmeda. Sin embargo, aunque el número de esporas pertenecientes a *Glomus* son, en general, las más comunes, no necesariamente se encuentran vivas. Hooker y Black (1995) señalan que la pared de las esporas es resistente y pueden permanecer en el suelo por años. En particular, la especie más abundante en el sitio de estudio fue *Glomus minutum* que representa el 30.29% del total de las esporas. De igual manera son diversos los estudios que reportan una especie de *Glomus* como la más abundante, por ejemplo, *Glomus aggregatum* (Antunes *et al.*, 2012), *Glomus mosseae* (Gai *et al.*, 2006), *Glomus fasciculatum* y *Glomus intraradices* (Escudero y Mendoza, 2004), *Glomus aggregatum* (Sun *et al.*, 2013), *Glomus ambisporum* (Osorio-Miranda *et al.*, 2013) y *Glomus claroideum* (Vestberg *et al.*, 2011).

El género *Glomus* es considerado “generalista” es decir, tiene una amplia distribución (Oehl *et al.*, 2003), sin embargo, son varias las razones que permiten explicar por qué es el género predominante en las comunidades de HMA.

Gai *et al.* (2006) encontraron que el género *Glomus* domina en suelos alcalinos o neutros (pH 7-8), valores que coinciden con los de El Morro, en donde, son ligeramente alcalinos (7.3-8.5). Leckberg *et al.* (2007), por su parte, mencionan que la esporulación de las especies de *Glomus* es mayor en suelos arenosos que en arcillosos, lo cual coincide con los porcentajes de arena (78-95%) y arcilla (4-12%) en El Morro de la Mancha. Blaskowski *et al.* (1994) argumentan que su predominancia puede deberse a su resistencia al estrés hídrico a diferencia de otros géneros, de tal manera que incrementa su habilidad competitiva sobre otras especies. Otra probable explicación propuesta por Tresseder y Allen (2002), sugiere que la abundancia de esporas de *Glomus* es mayor en suelos ricos en N en comparación con suelos con menor cantidad, debido a que la baja proporción de N limita el crecimiento de los HMA. Los valores de N en ambas

temporadas para El Morro (Cuadro 5) son intermedios, de tal manera que si pudiera influir en la abundancia de esporas de *Glomus*. Por último, Dumbrell *et al.* (2010) indican que se debe a su capacidad de colonización, debido a que no todas las raíces son colonizadas al mismo tiempo, por lo tanto, aquel micelio que colonice primero tendrá mayor aporte de carbono por parte de la planta y, por ende, el crecimiento de micelio será mayor extendiéndose y colonizando otras raíces, es decir, la especie de hongo crece más y aumenta su abundancia.

En cuanto a la especie más abundante relacionada con la estacionalidad, para la temporada de secas y lluvias, *Glomus minutum* se mantiene como la especie con mayor aporte de esporas.

Por el otro lado, de manera global, el género con menor aporte de esporas fue *Ambispora* y las especies representadas por una sola espora fueron *Glomus microcarpum*, *Gl. tortuosum*, *Scutellospora aff. pellucida* y *Scutellospora gilmorei*. Las especies menos abundantes en la temporada de secas son *Acaulospora laevis*, *Acaulospora mellea* y *Scutellospora gilmorei* y en lluvias son *Acaulospora mellea*, *Glomus microcarpum*, *Glomus tortuosum* y *Scutellospora aff. pellucida*. Varias de las especies antes mencionadas también han sido reportadas como poco abundantes en otros ambientes. Osorio-Miranda *et al.* (2013) reportan a *Glomus tortuosum* y *Scutellospora gilmorei* y Moreira *et al.* (2007) coinciden con *Acaulospora mellea* prevaleciendo en suelos ácidos (5.1- 6.2). Peña-Venegas *et al.* (2007) mencionan que *Scutellospora pellucida* se encontró exclusivamente en suelos profundos a partir de los 20 cm y Bautista-Cruz *et al.* (2014) en bosque mesófilo y matorral xerófilo semiárido reportan a *A. laevis* y *S. rubiformis*. El porcentaje de limo también influye y se observó que *S. clavispora*, *S. sinuosa* y *Sc. gilmorei* son especies cuya abundancia en El Morro no es mayor a nueve esporas, se ha reportado que se encuentran en sitios con un porcentaje de limo entre el 47-66%, valores contrarios al Morro en donde el porcentaje de limo es de (0.56 - 14 %). Las propiedades físico-químicas del suelo antes mencionadas son diferentes a las que se obtuvieron para El Morro, por lo tanto, se puede explicar porque estas especies son tan poco abundantes. A su vez Stürmer y Siqueria (2011) proponen que la baja esporulación puede deberse a que las especies se encuentran en latencia o con poco recurso asignado a la esporulación.

De manera que, la abundancia de las especies de HMA no solo depende de cambios temporales, sino que puede estar relacionada con cambios en las plantas hospederas y del ambiente edáfico. Aquellas especies que se encuentren con mayor abundancia de esporas en el suelo probablemente resisten cambios en la planta hospedera, las condiciones del suelo y las condiciones climáticas. Tal podría ser el caso para *Glomus minutum*, *Funneliformis geosporus* y *Scutellospora* sp. 2 en El Morro. Mientras que las especies menos frecuentes pueden ser menos tolerantes a los cambios en el ambiente; tales como: sequía o inundación, en el contenido de nutrientes, en la morfología y exudados de las raíces así como la dinámica de otras comunidades de organismos en el suelo.

Por otra parte, diversos estudios han analizado la densidad de esporas en función de las etapas de sucesión, este aspecto es muy importante tomando en cuenta que los sitios de muestreo de este trabajo corresponden a un proceso de sucesión abarcando desde el pastizal a la selva baja caducifolia.

Zangaro *et al.* (2013) en una selva húmeda en Brasil analizaron diferentes etapas de sucesión en donde encontraron mayor abundancia de esporas en las primeras etapas sucesionales y sugieren que se debe a la alta incidencia de luz, de temperatura y humedad que promueve la esporulación. En el caso de El Morro la mayor abundancia de esporas sí se obtiene en el pastizal en comparación con la selva. De manera complementaria, Picone (2000) menciona que el hecho de que la abundancia sea mayor en pastizales puede ser indicativo de que los hongos se encuentran estresados y que el micelio es suficientemente abundante para producir un gran número de esporas. También mencionan que la muerte o senescencia de algunos hospederos inducen que los hongos esporulen, proceso que es muy común en las especies vegetales en pastizal.

Aunque de manera general, se desconoce el ciclo de vida de los HMA, Hart *et al.* (2001) caracterizaron fisiológicamente las especies de HMA que promueven una rápida colonización en etapas tempranas de la sucesión y señalan que son especies que tienen una prolífica producción de esporas, períodos de inactividad cortos, germinación rápida, múltiples puntos de infección en las raíces así como altos porcentajes de colonización y requisitos nutricionales. Mientras que las especies que dominan en las etapas finales, requieren menor cantidad de nutrientes pero tienen mejor habilidad competitiva con otras especies.

Otros factores que podrían explicar la abundancia de esporas en un sitio dado pero poco consideradas o estudiadas pueden ser: la temperatura (Gavito y Azcón-Aguilar, 2012) así como el ciclo de vida de los hongos. La depredación así como la dispersión de las esporas también pueden ser determinantes para explicar el número de esporas halladas en el suelo, de tal forma que tanto una alta dispersión como depredación, traerían como consecuencia una baja densidad en el sitio original. Con respecto a la historia de vida del hongo, Ji *et al.* (2012) mencionan que el tamaño de las esporas puede explicar la abundancia de algunas especies ya que las especies fúngicas con grandes esporas son más costosas para las plantas, por lo tanto, su baja frecuencia puede indicar que su costo energético es más alto que aquellas especies con esporas pequeñas. Desde este punto de vista, la dominancia de *Acaulospora* y *Funneliformis* puede explicarse ya que producen esporas pequeñas en un corto período de tiempo en comparación con esporas de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora* (Bever *et al.*, 1996). Por otro lado, la competencia interespecífica es un factor muy importante para determinar la abundancia de las especies, ya que altas densidades de esporas de una especie se relacionan con pocas esporas de otras especies en la misma muestra (Gemma *et al.*, 1989).

A pesar de todos los factores que influyen sobre la esporulación de los HMA, la presencia y abundancia de esporas en el suelo demuestra que las especies se encuentran activas en el suelo en un determinado tiempo y que son capaces de colonizar y multiplicarse en las raíces del suelo (Moreira *et al.*, 2007).

La abundancia de esporas es un parámetro importante de evaluación de la comunidad de HMA, sin embargo, también son necesarios datos de la frecuencia de aparición en las muestras por cada especie fúngica. En el Morro, la especie más frecuente fue *F. geosporus* estando presente para la temporada de lluvias en el 57% de las muestras y en secas en el 70%. Esta especie puede considerarse generalista, lo cual sugiere que puede competir eficientemente con otras especies y tolerar cambios en su ambiente (Oehl *et al.*, 2010), ha sido reportada en sitios con pH elevado, ha sido encontrada en bosque mesófilo y matorral xerófilo semiárido (Bautista- Cruz *et al.*, 2014), en bosque secundario (Sun *et al.* 2013), en parcelas derivadas de selva baja caducifolia (Guadarrama *et al.*, 2007) y en selva alta perennifolia fragmentada (Sánchez-Gallen, 2011), desde China hasta México.

### **8.3. Diversidad.**

Con respecto a la diversidad, Sun *et al.* (2013) en bosque secundario reportan un índice entre 1.1 y 1.3, Alguacil *et al.* (2011) en matorral reportaron un índice entre 0.56 y 1.15 y en sistemas de cultivo Vestberg *et al.* (2011) reportaron valores de 0.7 a 1.3. Al comparar estos valores con aquellos obtenidos en El Morro, podemos afirmar que nuestro sitio es más diverso y que eso puede deberse a la gran heterogeneidad en las condiciones ambientales, de tal manera, que se propicia un gran número de posibles combinaciones de variables edáficas (diferente proporción de nutrientes, pH, % de materia orgánica y textura de suelo) y de condiciones relacionadas con el crecimiento y desarrollo de las plantas hospederas que resultan en la posibilidad de que varias especies de HMA, se desarrollen, crezcan y permanezcan en una misma región (Blaszkowski *et al.*, 1994).

Bever *et al.* (2001) mencionan que hay dos posibles explicaciones para entender cómo se mantiene la diversidad. La primera considera que todas las especies de HMA son ecológicamente equivalentes, es decir, de manera competitiva todas tienen las mismas posibilidades de ocupar un mismo nicho, que son las células corticales de las raíces de las plantas. En efecto, los hongos pueden considerarse equivalentes si se toma en cuenta que varias especies de HMA pueden colonizar una raíz, sin embargo, se ha demostrado que los efectos que tienen sobre las plantas suele ser diferente dependiendo de la especie. La segunda opción propuesta es que las especies de HMA son ecológicamente diferentes y ocupan diferentes nichos. De manera que, cada especie es competitivamente superior en su nicho, y por ende, la presencia de múltiples nichos en un hábitat tiene como resultado el mantenimiento de una gran diversidad. Leckberg *et al.* (2007) coinciden con esta explicación y sugieren que un mosaico de condiciones heterogéneas son importantes para mantener la diversidad-β.

Nuestro esfuerzo de muestreo fue semejante al reportado por otros estudios como los de Whitcomb y Stutz, (2007) y Stürmer y Siqueira (2011). Estos últimos reportan la riqueza máxima estimada dependiendo del tipo de vegetación. En pastizal la riqueza estimada fue de 28 especies y en selva de 38 a 52.

#### **8.4. Interrelación HMA-variables edáficas**

El análisis de la comunidad de HMA ha sido estudiado, en general, en función de las propiedades físico-químicas del suelo dado que la relación mutualista tiene su desarrollo en el suelo. Algunos estudios, han reportado relaciones, por ejemplo, Bai *et al.*, (2013) encontraron una relación entre el número de esporas y el nitrógeno total y de la diversidad con el nitrógeno disponible. Zerihun *et al.* (2013) en bosque y sabana encontraron que la densidad de esporas se relaciona positivamente con el porcentaje de arena pero de forma negativa con el porcentaje de arcilla. Sin embargo, Blaszkowski *et al.* (1994) señalan que la densidad de esporas no se relacionó con ninguna propiedad del suelo, mientras que Escudero y Mendoza (2004) puntualizan que la ausencia de relación entre el P, que es uno de los nutrientes más investigados por su importancia en la asociación, y la densidad de esporas puede deberse a que el P requerido para el crecimiento de las plantas difiere entre suelos. En este trabajo no encontramos relaciones univariadas con ninguna de las variables de la comunidad de HMA. Probablemente, esto se debe a que existen otros factores que actúan a una escala mayor que no pudimos discernir. .

Los análisis multivariados también apuntan a la misma dirección que los análisis univariados, es decir, las variables edáficas y la composición de HMA no se empalman, de hecho, tampoco el tipo de vegetación está relacionado con la composición de HMA, lo cual puede deberse a que existen especies de HMA con una alta frecuencia, es decir, que se encuentran presentes en todos los ambientes y no responden de manera diferencial al cambio en las variables edáficas. Este comportamiento es difícil de explicar dado que gran parte de los estudios de la comunidad de HMA sí encuentran que existen relaciones ya sea con las especies vegetales o con las variables abióticas. Por ejemplo, la presencia y dominancia de algunas especies fúngicas dependen de manera significativa de la planta hospedera debido a la complementariedad funcional que existe entre especies de plantas y HMA (van der Heijden, 2008).

Las propiedades físico-químicas del suelo explican un bajo porcentaje de la distribución de los HMA, a diferencia de otros estudios en donde las variables edáficas explican entre el 40% (Gi-Hong *et al.*, 2008) y el 80% (Dumbrell *et al.*, 2010) de la variación. Aunque también hay estudios que reportan que la variación explicada es baja, como el de Verbruggen *et al.* (2012) en

suelos cultivados dónde tan solo explicaron el 17% y Ji *et al.* (2012) en pastizales no detectaron ninguna relación. Las variables edáficas que logran explicar la distribución en varios estudios son el pH, N total, MO, humedad, textura y P (Bautista-Cruz *et al.*, 2014; Sánchez-Gallen, 2011).

Aunado a lo anterior, detectamos que dependiendo de la temporalidad, la importancia relativa de las variables edáficas cambia. En la temporada de lluvias, se observa al  $\text{NH}_4^+$  como el único factor que influye, ello coincide con Veresoglou *et al.* (2012) que explican que los HMA tienen la capacidad de explotar las zonas en donde el  $\text{NH}_4^+$  se encuentra disponible y les permite competir con el resto de los microorganismos y asimilar primero el  $\text{NH}_4^+$  para sus funciones pero también para transferir a la planta hospedera. Fitter *et al.* (2011) sugieren que una de las razones por las cuales los HMA prefieren el  $\text{NH}_4^+$  sobre el  $\text{NO}_3^-$  puede deberse a que este último tiene una débil interacción con los cationes del suelo, y por lo tanto es muy móvil, de manera que para la planta no es necesario invertir en la ruta micorrízica para la absorción de este nutriente o el costo de asimilación es alto en comparación con el de  $\text{NH}_4^+$ .

En la temporada de secas, son diversos los factores edáficos (P, pH, MO, N total, arena, arcilla,  $\text{K}^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ ) que explican parcialmente la distribución. Estos factores han sido reportados anteriormente por Oehl *et al.* (2010) y Moreira *et al.* (2007) quienes concluyen que el pH es un factor determinante en la estructura de la comunidad de HMA ya que existe una relación entre el pH del suelo y la riqueza de géneros de HMA. En cuanto a la disponibilidad de nutrientes, Landis *et al.* (2008) determinan que la respuesta de los HMA está en función de las concentraciones tanto de P como de N, provocando cambios en la abundancia de esporas y riqueza como lo reportan Antoninka *et al.* (2011). En este mismo sentido, Hodge y Fitter (2010) revelan que la absorción de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  por parte del hongo es esencial para su crecimiento.

En este trabajo ni los tipos de vegetación ni las propiedades físico-químicas del suelo logran explicar la distribución de los HMA. Algunas de las posibles razones pueden estar ligadas con lo que Verbruggen *et al.* (2012) sugieren, donde probablemente el factor que puede ser responsable es la capacidad de dispersión de estos hongos. Dumbrell *et al.* (2010) dicen que es la diferenciación de nichos y la habilidad competitiva entre especies de HMA lo que determina su

distribución. En este sentido, Smith *et al.* (2000) y Bedini *et al.* (2009) mencionan que se ha demostrado que estos hongos tienen una gran diversidad fisiológica y probablemente algunas especies han desarrollado adaptaciones específicas a las condiciones ambientales incluyendo las edáficas en las que se desarrollan. Se ha probado que existe una gran variación en los requisitos de nutrientes y la habilidad de absorción de ellos, y que estas diferencias tienen una influencia sobre las comunidades.

Cavagnaro *et al.* (2005) consideran que al entender las interacciones entre los parches de nutrientes, la proliferación de hifas así como de la absorción de nutrientes mejorará nuestro entendimiento de la diversidad funcional de los HMA y por ende de su función ecológica. Johnson (2010) afirma a su vez que se desconoce mucho de las historias de vida de los HMA, del tamaño de las poblaciones y del momento en el que surgen y propone que los modelos ecológicos utilicen la estequiometría para definir grupos funcionales de HMA más que las variables por sí solas.

Desde otro punto de vista, Ji *et al.* (2012) sugieren que para entender las influencias a nivel geográfico y local sobre la composición de la comunidad de HMA se requieren investigaciones a diferentes escalas. Öpik *et al.* (2006) también mencionan que a una escala local la composición de HMA que se encuentra colonizando las raíces puede ser diferente cuando la escala es a nivel ecosistema o de la planta hospedera. Kivlin *et al.* (2011) sugieren que los factores adicionales pueden identificarse al realizar muestreos en diferentes gradientes ambientales y sucesionales. Coincidiendo con Sikes *et al.* (2014) cuyos resultados indican que el crecimiento de los HMA, las propiedades edáficas y la composición de la comunidad depende más de la etapa de sucesión indicando que ocurre un filtro, de tal forma, que sólo ciertas especies fúngicas se asocian a una fase sucesional determinada, aunque ello implicaría que una vez caracterizada esa fase desde el punto de vista de la composición vegetal, encontraríamos claramente especies fúngicas solamente asociadas a esas plantas, hecho que no se ha reportado en ningún ambiente.

## **9. CONCLUSIONES**

El Morro de la Mancha, es un sitio con gran diversidad de HMA con potencial para encontrar nuevas especies y, por ende, importante para la conservación de las mismas, dada su heterogeneidad edáfica como de tipos de vegetación.

Contrario a lo esperado, la temporada del año no tuvo influencia significativa en la abundancia de esporas ni en la riqueza de especies pero si hubo diferencia en la composición de la comunidad.

Por su parte, las propiedades edáficas logran explicar parcialmente la distribución de los HMA y dependiendo de la temporada, la importancia relativa de las variables edáficas cambia, siendo más evidentes durante la temporada de secas que la de lluvias.

## 10. LITERATURA CITADA

- Alguacil, M., Torres M., Torrecillas, E., Días, G. y Roldán, A. 2011. Plant type differently promotes the arbuscular mycorrhizal fungi biodiversity in the rhizosphere after revegetation of a degraded, semiarid land. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, p. 167-173.
- Allen, M. F. 1991. *The Ecology of Mycorrhizae*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Antoninka, A., Reich, P. B. y Johnson, N. 2011. Seven years of carbon dioxide enrichment, nitrogen fertilization and plant diversity influence arbuscular mycorrhizal fungi in a grassland ecosystem. *New Phytologist*, 192, p. 200-214.
- Antunes, P.M., Lehmann, A., Hart, M. M., Baumecker, M. y Rillig, M. 2012. Long-term effects of soil nutrient deficiency on arbuscular mycorrhizal communities. *Functional Ecology*, 26, p. 532-540.
- Aziz, A., Sylvia, D. y Doren, R. 2013. Activity and Species Composition of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Following Soil Removal. *Ecological Applications*, 5, p. 776-784.
- Bai, G., Bao, Y., Du, G. y Qi, Y. 2013. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with vegetation and soil parameters under rest grazing management in a desert steppe ecosystem. *Mycorrhiza*, 23, p. 289-301.
- Bates, R. G. 1964. *Determination of pH: theory and practice*. Wiley, New York, N. Y.
- Bautista-Cruz, A. A., Montaña, N. M., Camargo-Ricalde, S. L. y Pacheco, L. 2014. Hongos micorrizógenos arbusculares y nutrientes del suelo asociados a cuatro especies de helechos en dos ecosistemas de Oaxaca, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 20, p. 199-212.
- Bedini, S., Pellegrino, E., Avio, L., Pellegrini, S., Bazzoffi, P., Argese, E., y Giovannetti, M. 2009. Changes in soil aggregation and glomalin-related soil protein content as affected by the arbuscular mycorrhizal fungal species *Glomus mosseae* and *Glomus intraradices*. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, p. 1491-1496.
- Bever, J. D., Schultz, P.A., Pringle, A. y Morton, J.B. 2001. Arbuscular Mycorrhizal Fungi: More Diverse than Meets the Eye, and the Ecological Tale of Why. *BioScience*, 51, p. 923-931.
- Bever, J., Morton, J., Antonovics, J. y Schultz, P. 1996. Host-dependent sporulation and species diversity of mycorrhizal fungi in a mown grassland. *Journal of Ecology*, 75, p. 1965-1977.
- Błaszowski, J. 1994. Arbuscular fungi and mycorrhizae (Glomales) of the Hel Peninsula, Poland. *Mycorrhiza*, 5, p. 71-88.
- Bonfante, P. y Genre, A. 2010. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature Communications*, 1, p. 1038-1046.

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

Brady, N.C. y Weil, R. 2001. The nature and properties of soils. New York, Prentice Hall.  
Bremner, S. M. 1965. Total nitrogen. En: Black C.A. ed. Methods of Soil Analysis Agronomy, 9Am. Society of Agronomy, Madison, Wisconsin U.S.A. p. 1149-1178.

Brundrett, M., Bougher, B., Grove, T. y Malajczuk, N. 1996. Working with micorrizas in forestry and agriculture. *Australian Centre for International Agricultural Research Monografía* 32. Canberra, Australia.

Camargo-Ricalde, 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. *Revista de Biología Tropical*, 53, p.339-352.

Cavagnaro, T., Smith, F., Smith, E., Jakobsen, I. 2005. Functional diversity in arbuscular mycorrhizas: exploitation of soil patches with different phosphate enrichment differs among fungal species. *Plant Cell & Environment*, 28, p.642-650.

Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K. y Tsung-Jen, S. 2004. A New Statistical Approach for Assessing Similarity of Species Composition with Incidence and Abundance Data. *Ecology Letters*, 8, p. 148-159.

Chaudhary, B., Lau, M. y Johnson, N. 2008. Macroecology of microbes: Biogeography of Glomeromycota. A. Varma. ed. Mycorrhiza. Springer-Verlag. Berlin, p. 529-564.

Colwell, R. K. 2019. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 9-0. User's Guide and application publicado en: <http://purl.oclc.org/estimates>

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

Day, L. D., Sylvia, D. M. y Collins, M. E. 1987. Interactions among vesicular-arbuscular mycorrhizae, soil, and landscape position. *Soil Science*, 51, p. 635-639.

Deepika, S. y Kothamasi, D. 2014. Soil moisture-a regulator of arbuscular mycorrhizal fungal community assembly and symbiotic phosphorus uptake. *Mycorrhiza*, 25, p. 67-75.

Drigo, B., Pijl, A.S., Duyst, H., Kielak, A. M., Gamper, H. A., Houtekamer, M. J., Boschker, H. T. S., Bodelier, P. L. E., Whiteley, A. S., van Veen, J. A., Kowalchuk, G.A., 2010. Shifting carbon flow from roots into associated microbial communities in response to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, p. 10939-10942.

- Dumbrell, A., Nelson, M., Helgason, T., Dytham, C. y Fitter, A. 2010. Idiosyncrasy and overdominance in the structure of natural communities of arbuscular mycorrhizal fungi: is there a role for stochastic processes?. *Journal of Ecology*, 98, p. 419-428.
- Dumbrell, A., Nelson, M., Helgason, T., Dytham, C. y Fitter, A. 2010. Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. *The ISME journal*, 4, p.337-345.
- Eom, H., Hartnett, D. y Wilson, G. 2000. Host plant species effects on arbuscular mycorrhizal fungal communities in tallgrass prairie. *Oecologia*, 122, p.435-444.
- Escudero, V. y Mendoza, R. 2005. Seasonal variation of arbuscular mycorrhizal fungi in temperate grasslands along a wide hydrologic gradient. *Mycorrhiza*, 15, p.291-299.
- Etchevers, J. D. 1992. Manual de Métodos para análisis de suelos, plantas, aguas y fertilizantes. Análisis rutinarios en estudios y programas de fertilidad. Laboratorio de Fertilidad, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. México.
- Fernández, M. J., Galindo, M. P., Barrera, I., Vicente, J. L. y Martín, A. 1996. Alternativa al análisis canónico de correspondencias basada en los métodos Biplot. *Mediterranea*, 15, p. 63-71.
- Fitter, A. H., Helgason, T. y Hodge, A. 2011. Nutritional exchanges in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: implications for sustainable agriculture. *Fungal Biology Reviews*, 25, p. 68-72.
- Gai, J., Christie, P., Feng, G. y Li, X. 2006. Twenty years of research on community composition and species distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in China: a review. *Mycorrhiza*, 16, p.229-239.
- Gavito, M. y Azcón-Aguilar, C. 2012. Temperature stress in arbuscular mycorrhizal fungi: a test for adaptation to soil temperature in three isolates of *Funneliformis mosseae* from different climates. *Agricultural & Food Science*, 21, p.2-11.
- Gemma, J. N., Koske, R. E. y Carreiro, M. 1989. Seasonal dynamics of selected species of V-A mycorrhizal fungi in a sand dune. *Mycological Research*, 92, p.317-321.
- Gi-Hong, A., Miyakawa, S., Kawahara, A., Osaki, M. y Ezawa, T. 2008. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi associated with pioneer grass species *Miscanthus sinensis* in acid sulfate soils: Habitat segregation along pH gradients. *Soil Science & Plant Nutrition*, 54, p.517-528.
- Giovanetti, M. y Gianinazzi, P. 1994. Biodiversity in arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycological Research*, 98, p. 705-715.
- Giovanetti, M., Avio, L. y Sbrana, C. 2010. Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function. Editado por H. Koltai y Y. Kapulnik. Springer Netherlands, p. 3-32.

- Gong, M., Ming, T., Qiaoming, Z. y Xinxin, F. 2012. Effects of climatic and edaphic factors on arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of *Hippophae rhamnoides* in the Loess Plateau, China. *Acta Ecológica Sinica*, 32, p. 62-67.
- Govindarajulu, M., Pfeffer, P., Jin, H., Abubaker, J., Douds, D., Allen, J., Bücking, H., Lammers, P. y Shachar-Hill, Y. 2005. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature*, 435, p. 819-823.
- Grønlund, M., Albrechtsen, M., Johansen, E., Hammer, E., Nielsen, T. y Jakobsen, I. 2013. The interplay between P uptake pathways in mycorrhizal peas: a combined physiological and gene-silencing approach. *Physiologia plantarum*, 149, p. 234-248.
- Guadarrama, P. y Álvarez- Sánchez, F. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza*, 8, p. 267-270.
- Guadarrama-Chávez, P., Camargo-Ricalde, S., Hernández-Cuevas, L. y Castillo-Argüero, S. 2007. Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. *Boletín Sociedad Botánica Mexicana*, 81, p. 133-139.
- Harrison, M. J. 1998. Development of the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Current Opinion in Plant Biology*, 1, p. 360-365.
- Hart, M. M., Reader, R. J. y Kilronomos. 2001. Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics. *Mycologia*, 93, p. 1186-1194.
- Hart, M. y Reader, R. 2002. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 153, p. 335-344.
- Hawkes, C., Kivlin, S., Rocca, J., Huguet, V., Thomsen, M. y Blake, K. 2011. Fungal community responses to precipitation. *Global Change Biology*, 17, p. 1637-1645.
- Hempel, S., Renker, C. y Buscot, F. 2007. Differences in the species composition of arbuscular mycorrhizal fungi in spore, root and soil communities in a grassland ecosystem. *Environmental Microbiology*, 9, p. 1930-1938.
- Hodge, A. y Fitter, A. 2010. Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, p. 13754-13759.
- Hooker, J. E. y Black, K. E. 1995 Arbuscular mycorrhizal fungi as components of sustainable soil-plant systems. *Critical Reviews Biotechnology*, 15, p. 201-212.
- Jackson, R. D. 1982. Canopy Temperature and Crop Water Stress, *Advances in Irrigation*, vol. I, Academic Press, New York.

- Jakobsen, I., Gazey, C. y Abbott, L. K. 2001. Phosphate transport by communities of arbuscular mycorrhizal fungi in intact soil cores. *New Phytologist*, 149, p. 95-103.
- Janos, D. P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica*, 12, p. 56-64.
- Jasper, D., Abbott, L. y Robson, A. 1989. Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 112, p. 93-99.
- Ji, B., Bentivenga, S. y Casper, B. 2012. Comparisons of AM fungal spore communities with the same hosts but different soil chemistries over local and geographic scales. *Oecologia*, 168, p.187-197.
- Johnson, N. C. 2010. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist*, 185, p. 631-647.
- Kernaghan, K. 2005. Mycorrhizal diversity: Cause and effect?. *Pedobiología*, 49, p. 511-520.
- Kiers, E.T., Duhamel, M., Beesetty, Y., Mensah, J. A., Franken, O., Verbruggen, E., Fellbaum, C.R., Kowalchuk, G. A., Hart, M. M., Bago, A., Palmer, T. M., West, S. A., Vandenkoornhuyse, P., Jansa, J. y Bücking, H. 2011. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the Mycorrhizal Symbiosis. *Science*, 333, p.880–882.
- Kivlin, N.S., Hawkes, C.H. y Treseder, K. K. 2011. Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, p. 2294-2303.
- Knudsen, D., Peterson, G. y Pratt, P. 1989. Lithium, sodium and potassium. En: *Methods of Soil Analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties*. Ed. By A.L. Page, R. H. Miller y D.R. Keeney. Series Agronomy 9. 2ed. p.225-246.
- Kobae, Y. y Hata, S. 2010. Dynamics of Periarbuscular Membranes Visualized with a Fluorescent Phosphate Transporter in Arbuscular Mycorrhizal Roots of Rice. *Plant & Cell Physiology*, 51, p. 341-353.
- Koske, A. y Tessier, B. 1983. A convenient, permanent slide mounting medium. *Mycological Society*, 46, p. 234-244.
- Land, S. y Schönbeck, F. 1991. Influence of different soil types on abundance and seasonal dynamics of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in arable soils of North Germany. *Mycorrhiza*, 1, p. 39-44.
- Landis, F., Gargas, A. y Givnish, T. 2004. Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytologist*, 164, p. 493-504.
- Landis, F.C. y Fraser, L. 2008. A new model of carbon and phosphorus transfers in arbuscular mycorrhizas. *The New phytologist*, 177, p. 466-479.

Leckberg, Y., Koide, R., Rohr, J., Aldrich-Wolfe, L. y Morton, J. 2007. Role of niche restrictions and dispersal in the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology*, 95, p.95-105.

Lendenmann, M., Thonar, C., Barnard, R., Salmon, Y., Werner, R., Frossard, E. y Jansa, J. 2011. Symbiont identity matters: carbon and phosphorus fluxes between *Medicago truncatula* and different arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*, 21, p. 689-702.

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

Magurran, A. E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.

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

Martínez, L. y Pugnaire, F. I. 2009. Interacciones entre las comunidades de hongos formadores de micorrizas arbusculares y de plantas. Algunos ejemplos en los ecosistemas semiáridos. *Ecosistemas*, 18, p. 44-54.

McCune, B. y Mefford, M. J. 2006. *PC-ORD: multivariate analysis of ecological data*. Version 5.10. Gleneden Beach, Oregon: MJM Software.

Miranda, J. C. y Harris, P. 1994. Effects of soil phosphorus on spore germination and hyphal growth of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 128, p. 103-108.

Miransari, M. 2010. Contribution of arbuscular mycorrhizal symbiosis to plant growth under different types of soil stress. *Plant biology*, 12, p. 563-569.

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

Montaño, M., Camargo-Ricalde, S., García-Sánchez, R., Monroy, A. eds. 2008. *Micorrizas arbusculares en ecosistemas áridos y semiáridos (Arbuscular mycorrhizae in arid and semiarid ecosystems)*. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, Mundi-Prensa SA de CV, UAM Iztapalapa, FES Zaragoza, UNAM. Distrito Federal, México. p. 460.

Moreira, M., Nogueira, M., Tsai, S., Gomes-da-Costa, S. y Cardoso, E. 2007. Sporulation and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Brazil Pine in the field and in the greenhouse. *Mycorrhiza*, 17, p.519-526.

Moreno-Casasola, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. *Biótica*, 7, p. 77-602.

Moreno-Casasola, P. Ed. 2006. Entornos veracruzanos: La costa de La Mancha, 1ª ed. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Ver. México.

Nara, K. 2006. Pioneer dwarf willow may facilitate tree succession by providing late colonizers with compatible ectomycorrhizal fungi in a primary successional volcanic desert. *New Phytologist*, 171, p. 187-198.

Novelo, R. A. 1978. La vegetación de la estación biológica el Morro de la Mancha, Veracruz. *Biotica*, 3, p. 9-24.

Novelo, R. A. 1983. Estación de investigación "Morro de la Mancha". INIREB Informa. 23. Instituto Nacional de Investigación sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Ver., p. 3.

Oehl, F., Laczko, E., Bogenrieder, A., Stahr, K., Bösch, R., Van der Heijden, M. y Sieverding, E. 2010. Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, p.724-738.

Oehl, F., Sieverding, E., Ineichen, K., Mader, P., Boller, T. y Wiemken, A. 2003. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Applied & Environmental Microbiology*, 69, p. 2816-2824.

Olivera-Morales, D., Castillo-Argüero, S., Guadarrama, P., Ramos-Zapata, J., Álvarez-Sánchez, J. y Hernández-Cuevas, L. 2011. Establecimiento de plántulas de *Quercus rugosa* Née inoculadas con hongos micorrizógenos arbusculares en un bosque templado de México. *Boletín Sociedad Botánica Mexicana*, 89, p. 115-121.

Olsen, S., Cole, C., Watanabe, F. y Dean, L. 1954. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. USDA Circular Nr 939, US Gov. Print. Office, Washington, D.C.

Öpik, M., Moora, M., Liira, J. y Zobel, M. 2006. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology*, 94, p. 778-790.

Osorio-Miranda, M., Castelán-Estrada, M., Gómez-Leyva, J. F., Salgado-García, S y Hernández-Cuevas, L. 2013. Hongos micorrícicos arbusculares de suelos de sabana en Tabasco, México. *Tropical & subtropical Agroecosystems*, 16, p. 171-182.

Peña-Venegas, C., Cardona, G., Humberto, J. y Lucia, A. 2007. Micorrizas Arbusculares del Sur de la Amazonia Colombiana y su Relación con Algunos Factores Físicoquímicos y Biológicos del Suelo. *Acta Amazónica*, 37, p.327-336.

- Picone, C. 2000. Diversity and Abundance of Arbuscular- Mycorrhizal Fungus Spores in Tropical Forest and Pasture. *Biotropica*, 32, p.734-750.
- Redecker, D., Schüßler, A., Stockinger, H., Stürmer, S., Morton, J. y Walker, C. 2013. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza*, 23, p. 515-531.
- Remy, W., Taylor, T. N., Hass., H. y Kerp, H. 1994. Four hundred-million- year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91, p. 11841-11843.
- Rillig, M. C. 2004. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecology Letters*, 7, p. 740-754.
- Rosendahl, S. 2008. Communities, populations and individuals of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 178, p. 253-266.
- Sánchez-Gallen, I. 2011. Análisis de la comunidad de plántulas, en relación con la de hongos micorrizógenos arbusculares, en fragmentos de vegetación remanente de una selva húmeda. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Sbrana, C. y Giovannetti, M. 2005. Chemotropism in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Mycorrhiza*, 15, p. 539-545.
- Schachtman, D. P., Reid, R. J. y Ayling, S. 1998. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiology*, 116, p. 447-453.
- Schenk, N. C. y Perez, Y. 1990. Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi. 3ra. ed. Synergistic Publications, Gainesville, Florida, USA.
- Seaby, R.M. y Henderson, P. A. 2006. Species Diversity and Richness Version 4. Pisces Conservation Ltd., Lymington, England.
- Sieverding, E. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH, Eschborn, Germany.
- Sikes, B., Maherali, H. y Klironomos, J.N. 2014. Mycorrhizal fungal growth responds to soil characteristics, but not host plant identity, during a primary lacustrine dune succession. *Mycorrhiza*, 24, p.219-226.
- Simard, S., Beiler, K., Bingham, M., Deslippe, J., Philip, L. y Teste, F. 2012. Mycorrhizal networks: Mechanisms, ecology and modelling. *Fungal Biology Reviews*, 26, p. 39-60.
- Siqueira, J. O., Orivaldo, J. y Saggin, J. 2001. Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza*, 11, p. 245- 255.

Sjöberg, J., Personn, P., Martensson, A., Adholeya, A. y Alström, S. 2004. Occurrence of Glomeromycota spores and some arbuscular mycorrhiza fungal species in arable fields in Sweden. *Soil Plant Science*, 54, p. 202-212.

Smith, F.A., Jackobsen, I. y Smith, S. E. 2000. Spatial differences in acquisition of soil phosphate between two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with *Medicago truncatula*. *New Phytologist*, 147, p.357-366.

Soto, E. y García, E. 1989. Atlas climático del estado de Veracruz. Instituto de Ecología, A. C. 125 p.

StatSoft, Inc. 2007. Statistica (data analysis software system), versión 8. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com)

Stürmer, S. L. y Siqueira, J. O. 2011. Species richness and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi across distinct land uses in western Brazilian Amazon. *Mycorrhiza*, 21, p.255-267.

Sun, X., Gao, C. y Guo, L. 2013. Changes in arbuscular mycorrhizal fungus community along an exotic plant *Eupatorium adenophorum* invasion in a Chinese secondary forest. *Journal of microbiology*, 51, p. 295-300.

Todd, T. C. 1996. Effects of management practices on nematode community structure in tall grass prairie. *Applied Soil Ecology*, 3, p. 235-246.

Toljander, J. F., Lindahl, B. D., Paul, L. R., Elfstrand, M. y Finlay, R. 2007. Influence of arbuscular mycorrhizal mycelial exudates on soil bacterial growth and community structure. *Microbiology Ecology*, 61, p. 295-304.

Travieso-Bello y Campos, A. En: Moreno-Casasola, P. 2006. Entornos Veracruzanos: La Costa de la Mancha, Instituto de Ecología. México.

Tresseder, K. y Allen, M. 2002. Direct nitrogen and phosphorus limitation of arbuscular mycorrhizal fungi: A model and field test. *New Phytologist*. 155, p. 507-515.

van der Heijden, M., Bardgett, R. D. y van Straalen, N. M. 2008. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11, p. 296-310.

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

Varela, L. y Trejo, D. 2001. Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. *Acta Zoológica Mexicana*, 1, p. 39-51.

- Verbruggen, E., van der Heijden, M., Weedon, J., Kowalchuk, G. y Rölting, W. 2012. Community assembly, species richness and nestedness of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils. *Molecular ecology*, 21, p. 2341-2353
- Veresoglou, S.D., Chen, B. y Rillig, M.C. 2012. Arbuscular mycorrhiza and soil nitrogen cycling. *Soil Biology & Biochemistry*, 46, p. 53-62.
- Vestberg, M., Kahiluoto, H. y Wallius, E. 2011. Arbuscular mycorrhizal fungal diversity and species dominance in a temperate soil with long-term conventional and low-input cropping systems. *Mycorrhiza*, 21, p.351-361.
- Walkley, A. y Black, I. 1934. An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposal modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*, 37, p. 29-37.
- Wang, Q., Bao, Y., Liu, X. y Du, G. 2014. Spatio-temporal dynamics of arbuscular mycorrhizal fungi associated with glomalin-related soil protein and soil enzymes in different managed semiarid steppes. *Mycorrhiza*, 24, p. 525-538.
- Whitcomb, S. y Stutz, J.C. 2007. Assessing diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a local community: role of sampling effort and spatial heterogeneity. *Mycorrhiza*, 17, p. 429-437.
- Willis, A., Rodrigues, B. y Harris P. 2013. The Ecology of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Critical Reviews in Plant Science*, 32, p. 1-20.
- Yang, H., Yuan, Y., Zhang, Q., Tang, J., Liu, Y. y Chen, X. 2011. Changes in soil organic carbon, total nitrogen, and abundance of arbuscular mycorrhizal fungi along a large-scale aridity gradient. *Catena*, 87, p.70-77.
- Zangaro, W., Rostirola, L., Bochi De Souza, P., De Almeida, R., Azevedo, L. Lirio, R., Nogueira, M. y Carrenho, R. 2013. Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in southern Brazil. *Mycorrhiza*, 23, p.221-233.
- Zerihun, B., Mauritz, V. y Fassil, A. 2013. Diversity and abundance of arbuscular mycorrhizal fungi associated with acacia trees from different land use systems in Ethiopia. *African Journal of Microbiology Research*, 7, p. 5503-5515.

## **ANEXO 1**

### **Extracción de esporas**

(Modificado de Brundrett *et al.* (1996))

#### **Procedimiento.**

1. Tomar una muestra de 100 g de suelo seco y adicionar agua corriente para humedecer por completo el suelo.
2. Preparar los tamices en orden ascendente de apertura de malla (400 $\mu$ m, 100 $\mu$ m y 44 $\mu$ m).
3. Mezclar la muestra del suelo y verter el suelo en los tamices previamente ordenados.
4. El contenido del último tamiz, es decir el de apertura de 44  $\mu$ m será vaciado y distribuido de manera uniforme en los tubos de centrifuga de 50 ml. Posteriormente adicionar agua hasta los 40 ml para equilibrarlos.
5. Centrifugar a 3500 r.p.m. por cuatro minutos y medio. Eliminar el sobrenadante de los tubos.
6. Agregar sacarosa al 40% y agitar vigorosamente la muestra. Centrifugar a 3500 r.p.m. por minuto y medio.
7. Pasar el sobrenadante por un tamiz de malla muy fina (40 $\mu$ m) y enjuagar con abundantemente agua.
8. Vaciar la muestra con ayuda de la piseta a una caja de Petri de aprox. 5 cm de diámetro.
9. Revisar en el microscopio estereoscópico y separar las esporas con ayuda de agujas de disección.

## **Montaje de esporas en preparaciones fijas**

(Modificado de Koske y Tessier (1983) y de Brundrett *et al.* (1996)).

### **Procedimiento.**

1. Una vez separadas las esporas se colocan en un tamiz menor a 0.040 mm y se lavan con Tween 80 (de una a dos gotas) durante 1 min y se enjuaga con agua con ayuda de una piseta.
2. Posteriormente se lavan en cloro al 5% por 5 min y se enjuaga con agua.
3. Se separan las esporas extraídas del suelo en grupos de acuerdo con sus rasgos morfológicos, como color y tamaño.
4. Las esporas se colocan en portaobjetos, se adiciona PVGL así como PVGL + Meltzer en líneas paralelas al ancho del portaobjetos y, en cada una, se van colocando las esporas. Al final se coloca un cubreobjeto y se aplica ligera presión para abrir la espora y exponer los estratos de la pared.
5. Las preparaciones se secan a temperatura ambiente por cinco días o a 60 ° C por 48 horas antes de observarlas al microscopio óptico.