



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**CARACTERIZACIÓN DE LA COMUNIDAD DE HONGOS MICORRIZÓGENOS
ARBUSCULARES Y SU RELACIÓN CON LA VEGETACIÓN EN UN MOSAICO
FORESTAL DEL TRÓPICO SECO DE VERACRUZ**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

IGNACIO CUEVAS VILLALOBOS

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ, FACULTAD DE
CIENCIAS**

**COMITÉ TUTOR: DRA. SARA LUCÍA CAMARGO RICALDE, UNIVERSIDAD AUTÓNOMA
METROPOLITANA Y DR. ALEJANDRO ALARCÓN, COLEGIO DE POSTGRADUADOS**

MÉXICO, D.F. ENERO, 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**CARACTERIZACIÓN DE LA COMUNIDAD DE HONGOS MICORRIZÓGENOS
ARBUSCULARES Y SU RELACIÓN CON LA VEGETACIÓN EN UN MOSAICO
FORESTAL DEL TRÓPICO SECO DE VERACRUZ**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

IGNACIO CUEVAS VILLALOBOS

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ, FACULTAD DE
CIENCIAS**

**COMITÉ TUTOR: DRA. SARA LUCÍA CAMARGO RICALDE, UNIVERSIDAD AUTÓNOMA
METROPOLITANA Y DR. ALEJANDRO ALARCÓN, COLEGIO DE POSTGRADUADOS**

MÉXICO, D.F. ENERO, 2016



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

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

OFICIO FCIE/DEP/805/15

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **14 de septiembre de 2015** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **CUEVAS VILLALOBOS IGNACIO** con número de cuenta **405005411** con la tesis titulada **“Caracterización de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares y su relación con la vegetación en un mosaico forestal del trópico seco de Veracruz”**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ**:

Presidente: DRA. PATRICIA MORENO-CASASOLA BARCELÓ
Vocal: DRA. MARÍA DEL PILAR ORTEGA LARROCEA
Secretario: DRA. SARA LUCÍA CAMARGO RICALDE
Suplente: DR. JOHN LARSEN
Suplente: DRA. MARÍA PATRICIA GUADARRAMA CHÁVEZ

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

Atentamente
“POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, D.F., a 11 de noviembre de 2015

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/mnm



Agradecimientos

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

Al CONACYT por la beca otorgada para realizar los estudios de Maestría en Ciencias Biológicas.

Al proyecto 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.

Al comité tutorial, integrado por el Dr. Javier Álvarez Sánchez, la Dra. Sara Lucía Camargo Ricalde y el Dr. Alejandro Alarcón, por sus conocimientos e ideas aportadas para la elaboración de la tesis.

Agradecimientos personales

A mis padres, por apoyarme siempre. Los amo y estoy muy orgulloso de ustedes. Gracias por todo.

A mis hermanos. Gracias Hilda por estar siempre presente, por tus buenos consejos y por animarme a continuar; gracias Jesús por tener tanta confianza en mí; a Hugo por tu apoyo e interés a pesar de la distancia; gracias Fer por saber escuchar y por estar siempre dispuesto a ayudar.

A mi sobrina Ale, por ser un excelente ejemplo.

A mis cuñados Patro y Ketty por ser realmente parte de mi familia.

Al Dr. Javier Álvarez Sánchez por abrirme las puertas del laboratorio y por todo su apoyo.

A la Dra. Sara Lucía Camargo y al Dr. Alejandro Alarcón, por brindarme su conocimiento y experiencia durante todo el desarrollo de este proyecto.

A los miembros de mi jurado: la Dra. Patricia Moreno, la Dra. Pilar Ortega, la Dra. Sara Lucía Camargo, la Dra. Patricia Guadarrama y el Dr. John Larsen por sus valiosas correcciones y observaciones a este proyecto.

Al Dr. Javier Laborde por dejarme ser parte del macroproyecto y por su apoyo en campo.

A la Dra. Irene Sánchez por su invaluable apoyo en múltiples partes de esta tesis.

A la Dra. Guadalupe Barajas por su ayuda con el análisis estadístico.

Al Dr. Alejandro Alarcón por su apoyo en el análisis del suelo.

A la Mtra. Laura Hernández por su indispensable apoyo con la identificación taxonómica de las esporas.

A la Dra. Silvia Castillo y la Dra. Gabriela Santibáñez por su ayuda con el análisis multivariado.

Al Mtro. en Ciencias Juan Carlos Peña por su ayuda en el análisis de datos.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología del Suelo: Carla, Néstor, Andrea, Esthela, Ana Carla, Itzul y Nelly.

A Isela y Faby por su amistad en maestría.

A mis amigos desde hace siglos: Eva, Paloma, Elsa, Isa, Hilda, Beto, Sandra, Karen, Luz y Brenda; gracias por estar ahí.

Y a los nuevos: Pe, Abraham y Gerardo, gracias por sacarme de mis líos mentales cuando me abrumaba el peso de la maestría.

ÍNDICE

Resumen.....	1
Abstract.....	2
Introducción.....	4
La selva estacional.....	4
La micorriza arbuscular.....	5
Interacciones entre los HMA y las plantas hospederas.....	7
Especificidad de la interacción micorrízica arbuscular.....	8
Justificación.....	9
Antecedentes.....	10
Objetivos.....	15
Objetivo general.....	15
Objetivos particulares.....	15
Hipótesis.....	15
Hipótesis general.....	15
Hipótesis particulares.....	15
Material y métodos.....	16
Área de estudio.....	16
Clima.....	17
Suelos.....	17
Vegetación.....	18
Sitios de muestreo.....	20
Recolecta de suelo.....	22
Extracción de esporas y determinación taxonómica de los HMA.....	22
Datos de vegetación y suelo.....	24

Análisis de datos.....	25
Resultados.....	27
Riqueza de esporas de HMA.....	27
Abundancia de esporas de HMA.....	30
Análisis de varianza.....	32
Frecuencia de las morfoespecies de HMA.....	34
Diversidad de HMA.....	36
Curvas de acumulación.....	36
Análisis de similitud.....	41
Vegetación.....	41
Parámetros del suelo.....	42
Análisis de Correlación.....	42
Análisis de Correspondencias Canónicas.....	44
Discusión.....	51
Dominancia de los HMA.....	51
Riqueza y abundancia de esporas por tipo de vegetación.....	55
Influencia de las características del suelo, la estacionalidad y la vegetación sobre los HMA.....	57
Conclusiones.....	59
Literatura citada.....	61
Anexos.....	70

RESUMEN

La selva estacional es uno de los ecosistemas terrestres más amenazados a nivel mundial. Este ambiente es particularmente importante en México debido a su gran diversidad biológica y su elevado número de endemismos. En el Centro de Investigaciones Costeras La Mancha, Veracruz, se encuentra uno de los últimos fragmentos de este tipo de vegetación asentado sobre suelo arenoso. La Mancha es un mosaico ambiental heterogéneo conformado por diversos tipos de suelo y de vegetación en distintos grados de sucesión primaria y secundaria. La micorriza arbuscular es la asociación mutualista presente en alrededor de 80% de las plantas terrestres estudiadas. Esta asociación produce múltiples beneficios para las plantas hospedadas en diversos niveles (fisiológico, poblacional, de comunidad y ecosistémico), por lo que el estudio de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares es clave para comprender el funcionamiento de los ecosistemas y favorecer los procesos de restauración ecológica. Varios estudios, principalmente realizados en microcosmos, muestran una relación positiva entre la riqueza y diversidad de la comunidad vegetal, y la de hongos micorrizógenos arbusculares. El objetivo de esta investigación fue determinar si existe una relación entre la abundancia, riqueza y diversidad de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares con la comunidad de plantas, las propiedades del suelo y la estacionalidad del sistema a lo largo de un mosaico forestal constituido por selva media sub-perennifolia, acahual, matorral, y pastizal en La Mancha.

Se registró un total de 30 morfoespecies. El matorral fue el sitio con mayor riqueza y diversidad de esporas, y el segundo más importante en abundancia después del acahual. Las morfoespecies con mayor producción de esporas fueron *Ambispora gerdemannii*, *Gigaspora gigantea* y *Funneliformis geosporus*. No se encontraron diferencias significativas en la abundancia y riqueza de esporas entre lluvias y secas; sin embargo, la estacionalidad influyó fuertemente en el recambio de las morfoespecies en cada temporada, especialmente en la selva. Se encontró una correlación negativa entre la riqueza y la abundancia de plantas, y la diversidad de esporas. Según un análisis de correspondencias canónicas el fósforo, el nitrógeno y la abundancia

de especies vegetales fueron los factores más importantes en la determinación de la estructura de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares.

Lo anterior indica que en los sistemas naturales tales como La Mancha, la diversidad de hongos micorrizógenos arbusculares no está determinada de forma lineal por la diversidad vegetal, como sugieren los estudios realizados en microcosmos, sino que es el producto de la interacción de múltiples componentes del sistema en su conjunto.

ABSTRACT

Seasonally dry tropical forest is one of the most threatened terrestrial ecosystems worldwide. This environment is particularly important in Mexico because of its high biodiversity and its large number of endemic species. In Centro de Investigaciones Costeras La Mancha, Veracruz, it is found one of the last fragments of this kind of vegetation on sandy soil. La Mancha is a heterogeneous environmental mosaic composed by different types of soil and vegetation in varying degrees of primary and secondary secession. The arbuscular mycorrhiza is a mutualistic association present in around 80% of the terrestrial plants studied. This association produces multiple benefits to host plants at various levels (physiological, demographic, community and ecosystemic). Hence, studying arbuscular mycorrhizal fungi community is key to understanding the functioning of ecosystems and promotes ecological restoration processes. Many studies, conducted mostly in microcosms, show a positive relationship between the richness and diversity of plant community, and the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. The purpose of this research was to determine whether there is a relationship between the abundance, richness and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi spores and the plant community, soil properties and the seasonality of the system along a forest mosaic of tropical semi-deciduous forest, secondary forest, dune scrub and dune grassland in La Mancha.

A total of 30 morphospecies was recorded. The dune scrub was the site with greater richness and diversity of spores, and the second largest in abundance after secondary forest. The species with higher production of spores were *Ambispora gerdemann*, *Gigaspora gigantea* and *Funneliformis geosporus*. No significant differences were found in abundance and richness of spores

between seasons, however, seasonality had a great influence on the turnover of species, especially in the semi-deciduous forest. Using a canonical correspondence analysis it was determined that phosphorus, nitrogen and abundance of plant species were the most important factors in defining the community structure of arbuscular mycorrhizal fungi. It was found a negative correlation between the richness and the abundance of plants and the diversity of spores.

All this indicates that in natural systems such as La Mancha, the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi is not determined linearly by the diversity of plants, as has been suggested by studies conducted in microcosms, but is the product of the interaction of multiple components system as a whole.

INTRODUCCIÓN

La selva estacional

Los bosques tropicales caducifolios y sub-caducifolios (Rzedowski, 1978) o selvas medianas caducifolias y sub-perennifolias (Miranda y Hernández, 1963) representan alrededor de 40% de la superficie ocupada por bosques tropicales en el mundo (Quesada *et al.*, 2009). Bajo estas denominaciones, se incluye a un conjunto de bosques propios de regiones de clima cálido y dominados por especies arbóreas que pierden sus hojas en la estación seca del año durante un lapso variable, pero que, por lo general, oscila alrededor de los seis meses (Rzedowski, 1978). En este trabajo se siguió la clasificación propuesta por Miranda y Hernández (1963) para este tipo de vegetación. Además, se empleó el término selva estacional (SE) para englobar a la selva mediana caducifolia y sub-perennifolia. Generalmente, las selvas medianas caducifolias (SMC) y sub-caducifolias (SMSC) son florística y estructuralmente menos complejas que las selvas húmedas; aunque, puede haber notables excepciones (Trejo y Dirzo, 2002; Gallardo-Cruz *et al.*, 2005). En México, las SMC son muy ricas en especies y su composición florística varía ampliamente de una región a otra (alta diversidad beta); además de que se distinguen por ser el bosque tropical con mayor porcentaje de especies endémicas (Trejo y Dirzo, 2002). Rzedowski (1991a, b) estimó que albergan aproximadamente 60% y 11% de especies y géneros endémicos de plantas en México, respectivamente. En las SMC, algunos procesos como la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas están muy limitados por la distribución altamente estacional de la lluvia (Chazdon *et al.*, 2007), lo que afecta la dinámica de regeneración y, por tanto, las tasas de cambio de la estructura y composición de la vegetación que ocurren después de una perturbación (natural o antrópica).

Varios autores (p. e. Vieira y Scariot, 2006; Quesada *et al.*, 2009) han coincidido en señalar a las SE como el ecosistema tropical terrestre en mayor riesgo de desaparecer y con mayor intensidad de alteración humana debido a la enorme superficie que ha sido convertida en campos agrícolas y ganaderos en un tiempo muy corto. Es por ello que el conocimiento científico acerca de los

mecanismos y factores que inciden en la regeneración de las SMC primarias y secundarias (“acahuales”), es crucial para su conservación y restauración.

Las selvas tropicales (tanto húmedas como secas) que caracterizaban a las costas veracruzanas y que ocupaban una gran parte de la llanura costera del estado, casi han desaparecido y están siendo sustituidas, en su mayor parte, por pastizales para el pastoreo de ganado bovino. Sin embargo, aún quedan algunos remanentes de estas comunidades en las laderas y crestas más inaccesibles al sur del estado, y muy pequeños relictos en algunas barrancas y entre los pastizales (Guzmán y Castillo-Campos, 1989; Barrera, 1982). En general, estas comunidades se establecen tierra adentro de la línea costera y es poco común encontrarlas sobre las dunas costeras; éste es el caso de la comunidad que se localiza sobre las dunas costeras del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA), que tal vez sea el único lugar de las costas del Golfo de México donde la selva mediana sub-caducifolia y la selva baja caducifolia se encuentran bien desarrolladas sobre dunas fijas (Castillo-Campos y Medina, 2002). En esta zona se han registrado diversas comunidades vegetales, entre las cuales se encuentran: la selva baja caducifolia, la selva media sub-caducifolia, la selva baja caducifolia inundable, el manglar, el palmar, la vegetación riparia, la vegetación de dunas costeras, el tular-popal, el acahual, la vegetación ruderal, y el pastizal (Moreno-Casasola, 2006). La acumulación de especies vegetales y el desarrollo de la vegetación en sitios bajo sucesión primaria (como las dunas costeras) o secundaria (como el acahual) son influidos fuertemente por los disturbios antrópicos, la fertilidad del suelo y las interacciones con la biota edáfica (Allen, 1987).

La micorriza arbuscular

Los ecosistemas terrestres están constituidos por dos grandes componentes: el epígeo y el hipógeo, los cuales se interconectan estrechamente al nivel de las comunidades biológicas a través de relaciones altamente específicas y mutuamente influyentes entre las plantas y los organismos del suelo (Wardle *et al.*, 2004).

El término micorriza describe la asociación mutualista entre uno o más hongos y las raíces o rizoides de las plantas, en donde cada raíz micorrizada es considerada como una micorriza (Lakhanpal, 2000). El papel de la micorriza

es especialmente importante para la fisiología de las plantas, ya que las hifas de los hongos que forman esta simbiosis tienen diámetros (2–27 μm) muy inferiores a los de las raíces y aumentan la relación superficie-masa, incrementando así la absorción de recursos como el agua y los nutrientes del suelo (Smith y Read, 2008; Pérez-Moreno, 2008).

La micorriza arbuscular (MA) es el tipo más común de asociación micorrízica (se forma en una enorme variedad de plantas hospederas, incluyendo angiospermas, gimnospermas, los esporófitos de las pteridofitas, así como los gametófitos de algunas hepáticas), abarca un rango amplio de formas de vida vegetales y posee la mayor distribución geográfica a nivel global. Es característica de ecosistemas altamente diversos, siendo el tipo de micorriza predominante en los trópicos. De hecho, el 80% de todas las plantas terrestres estudiadas presentan este tipo de simbiosis (Smith y Read, 2008).

Los hongos simbioses se denominan hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y pertenecen al orden Glomeromycota. Hasta 1993, se habían descrito aproximadamente 150 especies, la mayor parte con una distribución global, y, aunque ha habido constantes re-evaluaciones de la taxonomía y filogenia del grupo, muy pocas especies nuevas han sido añadidas desde entonces. El grupo es monofilético, no presentan reproducción sexual y todos sus miembros son simbioses obligados, pues son incapaces de completar su ciclo vital sin asociarse con una planta hospedera y carecen de la capacidad enzimática para obtener carbono orgánico como saprobios (Smith y Read, 2008).

Las esporas formadas por los HMA son de gran tamaño (de hasta 500 μm de diámetro), almacenan abundantes lípidos, algunos carbohidratos y poseen paredes gruesas y resistentes con quitina, y, en algunos casos glucano β (1–3). Cada espora contiene un gran número de núcleos, con rangos que van de los 800 a los 35 000 en diferentes especies. La clasificación de los HMA basada en criterios morfológicos se basa, casi en su totalidad, en el desarrollo y la estructura de la pared de estas estructuras (Smith y Read, 2008).

La simbiosis formada es de tipo biotrófica y generalmente mutualista, con interacciones a largo plazo con base en la transferencia bidireccional de nutrientes entre los simbioses, en ocasiones, con beneficios adicionales como la resistencia a la sequía y a ciertas enfermedades (Smith y Read, 2008).

Interacciones entre los HMA y las plantas hospederas

Los efectos benéficos de los HMA sobre las plantas hospederas han sido exhaustivamente documentados. Fisher (1995) reportó que la MA juega un papel importante en el establecimiento y crecimiento de plántulas de especies arbóreas y, en la etapa adulta, ayudan a incrementar la tasa de fecundidad y el área fotosintética, así como la incorporación de nutrientes a la planta. La colonización de las raíces por los HMA conduce a una inhibición de bacterias patógenas en las hojas de las plantas (Parniske, 2008). De hecho, varios trabajos han documentado el efecto benéfico que tiene la MA en la salud de su planta hospedera ya sea indirectamente, induciendo la sobre-expresión de los mecanismos de defensa intrínsecos del hospedero o mejorando su rendimiento; o bien, de forma directa, proporcionando fuentes de defensa adicionales mediante la antibiosis o la estimulación de las poblaciones de los depredadores naturales de los organismos patógenos (Allen *et al.*, 2007; Hoffmann *et al.*, 2011). Por otra parte, los HMA contribuyen a reducir los distintos tipos de estrés al que están sometidas las plantas, incluyendo efectos de los metales tóxicos, estrés oxidativo, estrés hídrico y los efectos de la acidificación del suelo (Finlay, 2008). Además, la estructura de la comunidad de plantas (riqueza de especies, distribución espacial, frecuencia y abundancia relativa) puede ser fuertemente alterada por la presencia o la ausencia de los HMA (van der Heijden, 2002).

Se ha reportado que los HMA influyen en la diversidad de plantas y en otras propiedades de los ecosistemas (van der Heijden *et al.*, 1998). A nivel global, contribuyen significativamente al ciclo del carbono (C) y del fósforo (P), así como a la productividad primaria de los ecosistemas terrestres (Parniske, 2008). El tipo de interdependencia que se produce entre las plantas hospederas y los HMA repercute en sus respectivas tasas de crecimiento, y puede generar complejas dinámicas en las cuales la composición de la comunidad de HMA cambia debido a la asociación con los hospederos y, a su vez, el cambio en la composición de la comunidad de HMA retroalimenta, de forma diferencial, el crecimiento vegetal (Bever, 2002).

Especificidad de la interacción micorrízica arbuscular

La relación micorrízica es cosmopolita y generalista, puesto que se presenta en la mayoría de los ecosistemas terrestres y en un amplio número de familias vegetales con distintos grados de micoheterotrofia (Hernández *et al.*, 2003). Es por ello que durante largo tiempo se consideró a la simbiosis entre las raíces de las plantas y los HMA como carente de toda especificidad, ya que ciertos HMA son capaces de colonizar una amplia gama de hospederos; y, algunas plantas, pueden estar micorrizadas simultáneamente por varias especies de HMA (Sanders, 2003). Sin embargo, hay evidencia de que existen presiones selectivas tanto en las plantas como en los hongos que inducen cierto nivel de especificidad (Daniell *et al.*, 2001; Duck *et al.*, 2002; Gollotte *et al.*, 2004), y que, aun cuando múltiples combinaciones de plantas y taxa de HMA puedan darse, no todas tienen la misma probabilidad de hacerlo ni producen los mismos resultados (Davison *et al.*, 2011).

Li y colaboradores (2009) reportaron que existen diferencias significativas en la abundancia y la composición de la comunidad de HMA que colonizan diferentes especies de plantas en tres hábitats de un ecosistema árido al suroeste de China. Sin embargo, es importante mencionar que la similitud entre las comunidades de HMA que colonizan diferentes especies de plantas dentro de un mismo hábitat fue mayor a la similitud encontrada en las mismas especies de plantas pero en hábitats distintos. Es decir, aun cuando se demostró cierta preferencia entre la especie de planta y algunos HMA, el tipo de hábitat también ejerció una influencia drástica en la composición de la comunidad de HMA, sugiriendo la influencia de factores abióticos, como las propiedades edáficas o el uso de suelo, sobre la comunidad de los HMA. Además, es importante considerar los factores estocásticos propios de las dinámicas de las comunidades microbianas (Dumbrell *et al.*, 2010).

En un estudio de la composición de la comunidad de HMA en 52 especies de plantas en diferentes ecosistemas alrededor del mundo, Öpik *et al.* (2006) encontraron que el número de taxa de HMA, por especie de planta hospedera, difiere entre distintos tipos de hábitat, con una riqueza significativamente más alta en los bosques tropicales. Lo anterior indica la existencia de un continuo que va desde los HMA más generalistas hasta los

que muestran mayor grado de especificidad, tal como Davison *et al.* (2011) demostraron a partir de un estudio realizado en 11 especies de plantas hospederas características del sotobosque en bosques templados en diferente estado de sucesión. Sus resultados indicaron que las especies de plantas generalistas tienden a asociarse con hongos también generalistas.

Se han propuesto diversos modelos para explicar la influencia de los HMA en la estructura de la comunidad vegetal. Grime y colaboradores (1979) sugirieron que el mecanismo por el cual la presencia de los HMA afecta la diversidad florística de la comunidad de plantas, es mediante el transporte de sustancias nutritivas de las plantas dominantes hacia las especies subordinadas a través de una red común de hifas. Otra explicación es que los HMA afectan la estructura de la comunidad vegetal porque existe una respuesta de crecimiento diferencial por parte de las especies de plantas que son colonizadas por distintas especies de HMA (van der Heijden *et al.*, 1998; van der Heijden, 2002). Estos efectos son contexto-dependientes; por ejemplo, Vogelsang *et al.* (2006) sugirieron que tanto la diversidad como la productividad de la comunidad vegetal están determinadas más por la identidad de los HMA asociados que por la diversidad de HMA *per se*, y que, tanto la identidad de los HMA como los niveles de P en el suelo, pueden interactuar de formas complejas alterando las propiedades de la comunidad vegetal.

JUSTIFICACIÓN

Puesto que las interacciones planta-suelo, la dinámica de las comunidades vegetales, los procesos de sucesión ecológica, y, en general, el funcionamiento de los ecosistemas terrestres no pueden ser plenamente entendidos sin tomar en cuenta a los HMA como un componente crítico (Montaño *et al.*, 2012), es fundamental realizar estudios que relacionen la diversidad de los HMA con la comunidad vegetal dentro del contexto de la sucesión ecológica en ambientes naturales, donde ya se hayan establecido relaciones complejas entre ambas comunidades. El conocimiento generado puede ser de gran utilidad para la conservación y restauración de los ecosistemas terrestres, especialmente de ambientes tan amenazados como las selvas mediana caducifolia y mediana sub-caducifolia, los cuales son

particularmente sensibles a las presiones producidas por la deforestación y la expansión agrícola debido a su variabilidad estacional (Quesada *et al.*, 2009).

ANTECEDENTES

Los estudios sobre las comunidades de HMA basados en las morfoespecies de esporas han demostrado que la distribución de éstas puede verse afectada por diversos factores bióticos y abióticos, tales como el tipo de plantas hospederas, el tipo de ecosistema, la estacionalidad y las perturbaciones antrópicas, así como por múltiples propiedades edáficas (McGraw y Hendrix, 1984; Koske, 1987; Gibson y Hetrick, 1988; Johnson *et al.*, 1991; Johnson, 1993).

Johnson y Wedin (1997) estudiaron los cambios en las concentraciones de nutrientes en el suelo y diversidad de la comunidad de HMA producidos por el efecto de borde a lo largo de un transecto de 60 m que abarcó selva mediana estacional y pastizales inducidos en la provincia de Guanacaste, Costa Rica. La diversidad beta de las comunidades de HMA fue menor en las parcelas del pastizal en comparación con las parcelas de la selva. Sin embargo, la diversidad alfa no se vio alterada por la conversión de selva a pastizal.

Picone (2000) comparó la diversidad de esporas en selva lluviosa y pastizales en Nicaragua y Costa Rica tanto localmente (entre parcelas) como regionalmente (entre ecosistemas). *Glomus* fue el género más común en ambos ecosistemas. La composición de especies fue similar en selva y pastizal, el índice de Simpson no tuvo diferencias significativas entre hábitats; sin embargo, a escala regional (diversidad beta), la diversidad de HMA fue significativamente mayor en la selva.

Lovelock *et al.* (2003) investigaron si existían alguna relación entre la comunidad de HMA en la rizosfera de siete especies arbóreas y las variaciones en la historia de vida de los hospederos, la estacionalidad y el tipo de suelo en un bosque primario de la Estación Biológica La Selva, Costa Rica. La composición de las comunidades de HMA estuvo determinada por las especies de árboles con los que se asociaron, pero no fue posible generalizar un patrón de agrupamiento con base en las variaciones en la historia de vida de los

hospederos. Los cambios en la abundancia relativa de algunas pocas especies comunes de HMA fueron los que causaron cambios en la diversidad de las comunidades asociadas a las distintas especies de árboles, en vez de cambios en la frecuencia de ciertas especies. A pesar de que todas las especies registradas estuvieron ampliamente distribuidas, las distintas comunidades de HMA asociadas a diferentes especies arbóreas fueron espacialmente distinguibles. La cantidad de fósforo en el suelo no afectó la composición de las comunidades de HMA, pero la esporulación fue mayor en los suelos con los niveles más bajos de fertilidad. Algunas especies esporularon significativamente más durante la estación seca que durante la estación lluviosa.

Li *et al.* (2007) investigaron la densidad, composición y diversidad de esporas de HMA un área cultivada, un área anteriormente cultivada y un área nunca antes cultivada en un ecosistema árido del suroeste de China. Encontraron 47 morfoespecies, 31 pertenecientes al género *Glomus*, ocho a *Acaulospora*, seis a *Scutellospora* y una al género *Gigaspora*. La mayor abundancia de esporas se registró en el área nunca antes cultivada, mientras que la mayor diversidad estuvo en el área cultivada. Se encontraron diferentes especies dominantes en cada uno de los sitios. Finalmente, encontraron que la distribución espacial de los HMA no fue azarosa, sino que el hábitat jugó un papel más importante que el tipo de hospedero sobre la comunidad de HMA.

Stürmer y Siqueira (2011) estudiaron la riqueza y abundancia de esporas en un mosaico de vegetación con distintos tipos de uso de suelo en la región este de la Amazonia brasileña. Registraron un total de 61 morfoespecies, 30% de las cuales no pudieron identificarse como alguna de las especies conocidas. Las comunidades de HMA fueron dominadas por las especies del género *Glomus*, pero fueron las especies del género *Acaulospora* las que produjeron el mayor número de esporas. La diversidad promedio de esporas fue del doble en los campos de cultivo y los bosques secundarios de la encontrada en bosque maduro y pastizal. En todos los usos de suelo, con excepción del bosque secundario, las comunidades de HMA estuvieron dominadas por dos o tres especies, representando entre 48 y 63% de toda la esporulación. Los distintos usos de suelo afectaron la frecuencia, la diversidad promedio y la abundancia de esporas de las comunidades de HMA. Concluyeron que la conversión del

bosque maduro a otros tipos de uso de suelo parece no reducir la diversidad de HMA.

Da Silva y colaboradores (2015a) determinaron la composición de la comunidad de HMA en áreas costeras naturales y reforestadas contiguas al bosque tropical atlántico. Especies de los géneros *Acaulospora* y *Glomus* dominaron en ambos sitios. Las áreas reforestadas presentaron una mayor riqueza de HMA en comparación con las áreas naturales.

Furrazola *et al.* (2015) estudiaron la funcionalidad de la comunidad de HMA en condiciones contrastantes de uso de suelo (sabana semi-natural, sabana recuperada y un agroecosistema) y estrés hídrico durante dos años en la reserva San Ubaldo-Sabanalamar, Pinar del Río, Cuba. La densidad de esporas fue mayor durante la temporada seca en los tres ecosistemas. En general, el efecto de la estacionalidad sobre la funcionalidad de los HMA fue mayor que el efecto del uso de suelo.

Da Silva *et al.* (2015b) estudiaron la riqueza, abundancia y frecuencia de esporas de HMA en un gradiente de vegetación de dunas costeras desde de la playa hasta la selva húmeda en el noreste de Brasil. Registraron 50 morfoespecies. La mayor densidad de esporas se observó en las dunas dominadas por especies arbóreas, seguidas por las dunas donde predominaron los arbustos y finalmente por las dunas donde prevaleció el estrato herbáceo. Sin embargo, fueron estas últimas donde se encontró la mayor riqueza de especies. *Funneliformis halonatus* fue la especie dominante en las dunas dominadas por herbáceas, en aquellas con vegetación arbustiva dominaron *Ambispora appendicula*, *Gigaspora gigantea* y *Paradentiscutata maritima*, mientras que *Sclerocystis sinuosa* fue la especie dominante en las dunas con estrato herbáceo.

Con respecto a estudios realizados en México, Allen y colaboradores (2003), en un experimento en campo en Quintana Roo, México, evaluaron la respuesta de seis especies de plantas de la selva mediana caducifolia (tres pioneras y tres tolerantes a la sombra) a distintos inóculos de HMA procedentes de suelos en un estadio temprano y en un estadio avanzado de sucesión. Todas las especies respondieron mejor al inóculo del suelo de estadios tempranos.

Gavito y colaboradores (2008) evaluaron las limitaciones del establecimiento de distintas asociaciones micorrízicas en áreas perturbadas en una selva seca en Chamela, Jalisco, México; específicamente, la diversidad de la comunidad de HMA por medio de la identificación de esporas al nivel de morfoespecie en tres tipos distintos de uso de suelo (bosque primario, bosque secundario y pastizal inducido). Además, midieron la importancia de la composición de la comunidad de HMA de suelo con distintos tipos de uso en el desarrollo de plántulas. Encontraron que el tipo de uso de suelo afectó significativamente la composición de la comunidad de HMA con una mayor riqueza de morfoespecies en el bosque primario que en el bosque secundario y el pastizal inducido. No se encontraron diferencias significativas en la respuesta de las plantas a los distintos inóculos, por lo que concluyeron que las plantas y los HMA establecen asociaciones funcionales sin ninguna preferencia específica.

Aguilar-Fernández *et al.* (2009) examinaron las consecuencias a corto plazo de las prácticas de roza, tumba y quema en la comunidad de HMA en un pastizal y una selva mediana caducifolia en Jalisco, México. Sus resultados sugirieron que el cambio de uso de suelo inducido por la práctica de roza, tumba y quema no altera significativamente a las comunidades de HMA, probablemente debido a la baja conductividad calórica del suelo y a la rápida combustión del material vegetal.

Guadarrama *et al.* (2014) determinaron la dinámica de la comunidad de HMA en respuesta a fenómenos tanto naturales como antropogénicos, en el Valle de Nizanda, en Oaxaca, México. Tomaron muestras de suelo durante las estaciones seca y lluviosa en parcelas agrícolas con diferente tiempo de abandono: reciente (menos de cinco años), medio (de 11 a 23 años) y tardío (de aproximadamente 30 años). Registraron 23 especies, 11 géneros y 5 familias donde Glomeraceae y Acaulosporaceae fueron las familias predominantes, y diez de las 23 especies se encontraron en todas las parcelas. La mayor abundancia de esporas se registró en las parcelas con mayor tiempo de abandono. En cuanto a la diversidad de HMA, se encontraron diferencias significativas entre los altos valores de las parcelas tempranas y los valores más bajos de las parcelas con un periodo de abandono medio.

En cuanto al estado de Veracruz, se han desarrollado numerosos trabajos en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. A continuación se mencionan algunos de ellos.

Corkidi y Rincón (1997) estudiaron el efecto de los HMA sobre el crecimiento de siete especies de plantas pioneras distribuidas en distintas áreas de un sistema de dunas costeras tropicales durante los primeros estadios de colonización y encontraron un efecto significativo sobre el crecimiento en tres de las siete especies estudiadas.

En un estudio realizado en parcelas con vegetación secundaria con diferente tiempo de abandono, Guadarrama y Álvarez-Sánchez (2000) encontraron que la mayor diversidad de esporas de HMA se encuentra en áreas con un dosel forestal bien desarrollado, mientras que una mayor abundancia se observa en pastizales durante la estación seca. Registraron un total de 16 morfoespecies, ocho de las cuales pertenecieron al género *Glomus*.

Núñez-Castillo (2003) estudió el efecto de borde sobre la comunidad de HMA en la selva húmeda tropical, encontrando mayor riqueza y abundancia de esporas en la zona de transición.

Por su parte, Varela *et al.* (2009) determinaron cómo se vio afectada la diversidad de esporas de HMA por cambios en el uso de suelo en tres sitios de la reserva, a lo largo de un gradiente de perturbación. Registraron un total de 44 especies (la mayor parte perteneciente a los géneros *Glomus* y *Acaulospora*). Hubo diferencias significativas en la abundancia de las esporas entre sitios y entre distintos usos de suelo (bosque primario, agrosilvícola, pastizales y cultivos de maíz). En cuanto a la riqueza específica, sólo se encontraron diferencias significativas entre sitios, aunque se observó una tendencia a encontrar mayor número de especies en el uso de suelo forestal. El sitio con la mayor diversidad fue el de un nivel medio de perturbación. Concluyeron que el grado de perturbación determina los cambios en la diversidad de HMA a nivel regional, mientras que los cambios en el uso de suelo influyeron en la abundancia de las esporas a nivel local.

Sánchez-Gallén (2011) estudió, a escala del paisaje, el efecto de la fragmentación de la selva tropical perennifolia sobre la estructura de la comunidad de HMA en relación con las propiedades del suelo y la captura de carbono en fragmentos de diferente tamaño. No encontró relaciones

significativas entre el tamaño de los fragmentos y los valores promedio de diversidad, riqueza observada y equitabilidad. Por otra parte, los fragmentos más grandes tuvieron el índice más bajo de similitud.

OBJETIVOS

Objetivo General

- Caracterizar la estructura de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en cuatro tipos de vegetación (selva, acahual, matorral y pastizal) en un mosaico de vegetación del trópico seco de Veracruz en dos temporadas climáticas.

Objetivos particulares

- Determinar la riqueza y abundancia relativa de las esporas de HMA en cada tipo de vegetación por temporada climática.
- Caracterizar las morfoespecies de HMA más frecuentes en los cuatro tipos de vegetación, en cada temporada climática.
- Determinar la influencia de la riqueza y abundancia de la vegetación, y de las propiedades del suelo en la composición de morfoespecies de la comunidad de HMA.

HIPÓTESIS

Hipótesis general

- Si la estructura de la comunidad de HMA en el suelo de un mosaico de vegetación del trópico seco, en La Mancha, Veracruz, está influenciada por el tipo de vegetación y la estacionalidad climática, se encontrarán diferencias significativas en la abundancia, riqueza y frecuencia de las esporas entre los distintos sitios y periodos de muestreo.

Hipótesis particulares

- Debido a que la esporulación aumenta en condiciones de estrés hídrico, se espera registrar mayor abundancia de esporas de HMA en las

muestras colectadas durante la estación seca con respecto a la estación lluviosa.

- Debido a las condiciones de estrés hídrico e intensidad lumínica, se espera obtener una mayor abundancia de esporas en el pastizal y en el matorral xerófilo.
- Ya que se ha reportado una correlación positiva entre la diversidad vegetal y la de HMA, se espera que el acahual y la selva tengan mayor riqueza de morfoespecies de HMA.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Ubicación

Este estudio se realizó en el Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA), del Instituto de Ecología, A. C. (INECOL) y sus alrededores (Figura 1). CICOLMA se ubica a 19° 35' lat. N y 96° 22' long. W, sobre la planicie costera del Golfo de México, al centro de Veracruz, a 25 km al N de Ciudad José Cardel, en el Municipio de Actopan.

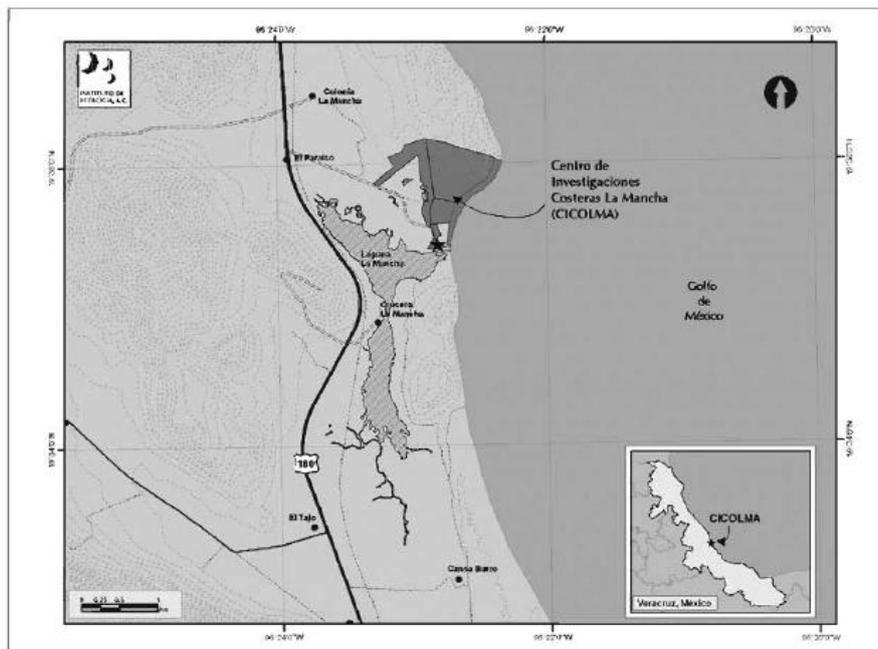


Figura 1. Ubicación del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA) del INECOL. Tomado de Moreno-Casasola (2006).

Clima

El clima es estacional tipo cálido subhúmedo Aw₂ de acuerdo a la clasificación climática de Köeppen modificada por García, con régimen de lluvias en verano. La temperatura media anual varía entre 22°C y 26°C, y la precipitación oscila entre 1200 mm y 1500 mm anuales (Castillo-Campos y Medina-Abreo, 2002). Los valores de temperatura y precipitación durante el periodo de muestreo en la estación climatológica ubicada en CICOLMA se muestran en la Figura 2.

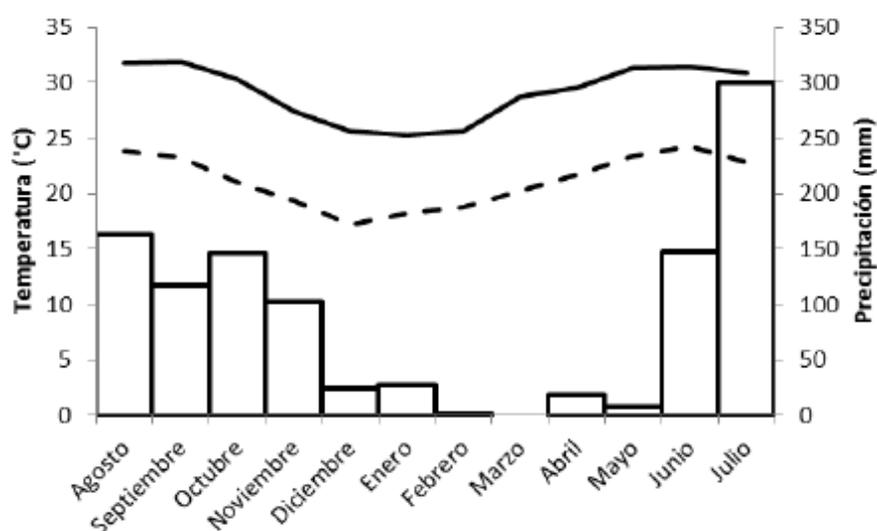


Figura 2. Promedio de los datos de temperaturas mínima (línea punteada) y máxima (línea sólida) mensual y precipitación total mensual para la estación de La Mancha, Veracruz, desde agosto del 2011 a julio del 2012. Tomado de Cruz (2013).

Suelos

En las dunas arenosas de La Mancha los suelos se encuentran poco desarrollados. En las dunas más estabilizadas, donde existe una cubierta vegetal arbórea, son rojizos, areno-arcillosos y profundos. Los suelos mejor desarrollados se encuentran en la selva mediana sub-perennifolia, mientras que los menos desarrollados están en las dunas parabólicas con vegetación de dunas costeras (Castillo-Campos y Medina-Abreo 2002).

Según la clasificación FAO/UNESCO, en el área de estudio se pueden distinguir tres tipos de suelo: el Arenosol Cámbico en las dunas parabólicas estabilizadas y la zona no inundable de la depresión prelitoral, el Arenosol Calcárico ligeramente humificado en las dunas transversales y parabólicas,

Arenosol Calcárico poco humificado en las dunas de playa y el Arenosol Lúvico en los cordones litorales. Los tres primeros presentan poco desarrollo y alta permeabilidad, por lo que su capacidad de retención de humedad es baja. Además, son suelos poco fértiles, por lo que su cobertura vegetal es pobre. El arenosol lúvico retiene mejor la humedad y contiene mayor cantidad de materia orgánica que el resto de los arenosoles (Moreno-Casasola, 2006).

El pH se encuentra entre 8 y 9. Las zonas móviles y de pioneras presentan los valores más altos de pH y los menores porcentajes de humedad y materia orgánica. Por el contrario, la materia orgánica es mayor en las hondonadas inundables y húmedas así como en los matorrales. Los nutrientes tienden a acumularse en las zonas de matorrales. Parece ser que los sustratos se vuelven más ricos en nutrientes y materia orgánica conforme avanza la estabilización de las dunas (Moreno-Casasola 1982).

Vegetación

La reserva natural de CICOLMA tiene una superficie de 83 ha, está dominada por dunas costeras y su vegetación sobre dunas está conformada por un mosaico heterogéneo que incluye a varias comunidades (Figura 3). Entre ellas, las comunidades de especies pioneras se ubican en las zonas de mayor movimiento de arena. En las partes más estabilizadas hay pastizales, matorrales bajos y abiertos, núcleos de matorrales medianos, abiertos y de baja riqueza de especies, o bien cerrados y formados por diversas especies arbóreas, además de selvas estacionales como la selva baja caducifolia y la selva mediana sub-perennifolia. Finalmente, en la zona estabilizada que se localiza sobre el relieve elevado hacia el norte, hay una cubierta vegetal continua y el terreno es ondulado con pendientes suaves y zonas planas. Sin embargo, sigue existiendo cierta complejidad topográfica que determina un mosaico ambiental en el que parches de vegetación en distintas fases de sucesión (primaria y secundaria), crecen muy cerca unos de otros, en sitios con condiciones edáficas y microambientales contrastantes. El área se caracteriza por poseer una alta diversidad de especies de flora y fauna; en ella se localizan los últimos relictos de SMC y SMSC desarrollados sobre suelos arenosos de la costa del Golfo y constituye un punto crucial de paso de una de las rutas de aves migratorias más importante del mundo (Medina-Abreo, 2002; Moreno-Casasola, 2006).

En la selva mediana sub-perennifolia se presenta un dosel superior con especies como *Brosimum alicastrum* Sw., *Bursera simaruba* (L.), *Cedrela odorata* L., *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.), *Ficus cotinifolia* Kunth, entre otras. Por otra parte sin llegar al dosel superior, se observan especies como *Coccoloba barbadensis* Jacq., *Coccoloba humboldtii* Meissner, *Desmopsis trunciflora* (Schltdl. & Cham.) G. E. Schatz, *Bumelia celastrina* Kunth y *Nectandra salicifolia* (Kunth) Nees. Por último, el sotobosque está representado por *Crossopetalum uragoga* (Jacq.) Kuntze, *Hippocratea celastroides* (Kunth) A.C. Sm., *Jacquinia macrocarpa* Cav. subesp. *macrocarpa* y *Piper amalago* L., entre otras. Además, son muy frecuentes la lianas y los bejucos como *Agdestis clematidea* Moc. y Ses. y *Cydista aequinoctialis* (L.) Miers. (Castillo-Campos y Medina-Abreo, 2002).

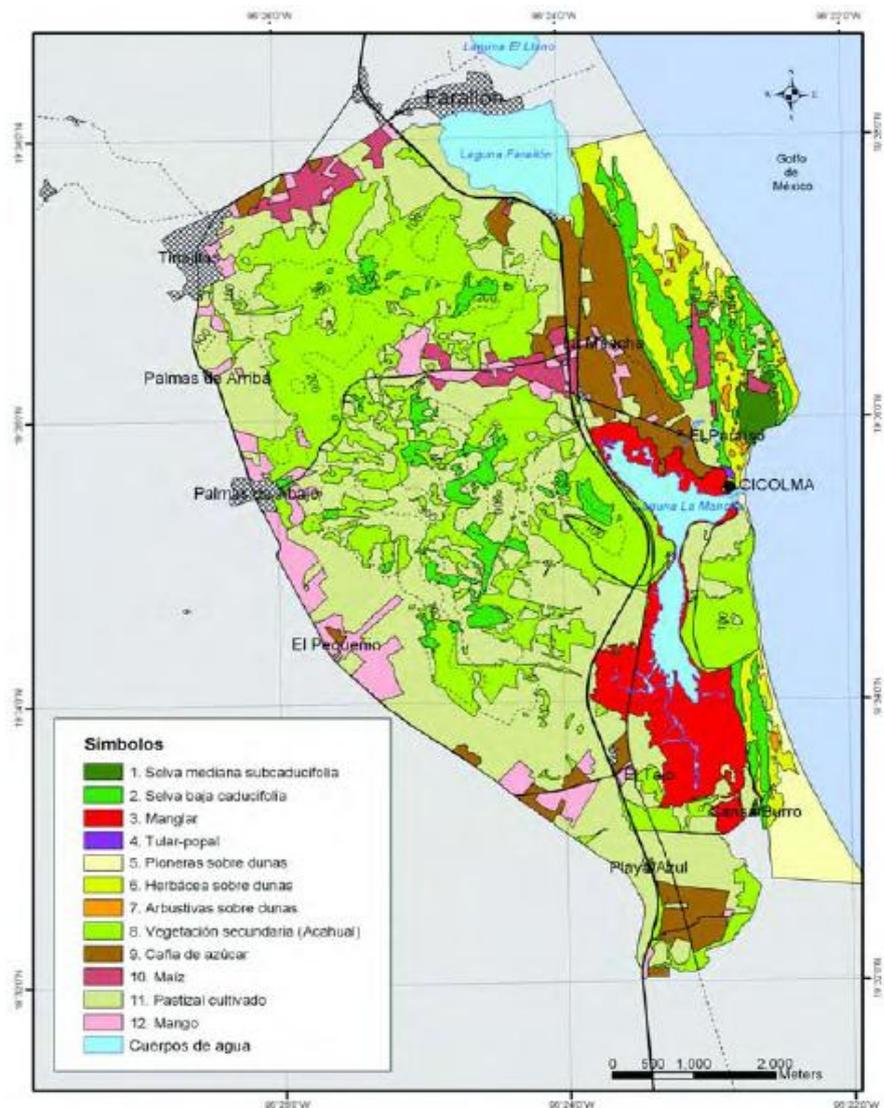


Figura 3. Mosaico vegetacional del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA) del INECOL. Tomado de Moreno-Casasola (2006).

La expansión de la frontera agropecuaria ha afectado principalmente a las selvas medianas sub-caducifolias y bajas caducifolias, lo que ha producido un patrón de parches de selva conservada y vegetación secundaria derivada de la selva y conocida como acahual. Su estrato arbóreo está representado por *Acacia angustissima* (Miller) Kuntze, *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lood. ex Mart., *Crescentia alata* Kunth, *Guazuma ulmifolia* Lam., *Sabal mexicana* Mart. y *Tecoma stans* (L.) Juss. ex Kunth. El estrato arbustivo está representado por *Acacia villosa* (Sw.) Willd., *Bernardia mexicana* Müll. Arg., *Caesalpinia pulcherrima* (L.) Sw., *Croton guatemalensis* Lotsy y *Xylosma panamense* Turcz. Algunas de las especies herbáceas son *Acalypha arvensis* Poepp., *Calea ternifolia* Kunth var. *ternifolia*, *Euphorbia graminea* Jacq. y *Ruellia inundata* Kunth (Castillo-Campos y Medina-Abreo 2002).

Este proyecto de investigación forma parte de un estudio interdisciplinario más amplio denominado Proyecto CONACYT No. CB2010/152457 “Estructura de la vegetación y dinámica de la regeneración forestal en un mosaico heterogéneo en el trópico seco del centro de Veracruz”, por lo que en estos cuatro sitios se realizarán otras investigaciones paralelas orientadas a evaluar cuantitativamente la importancia relativa de la limitación por dispersión *versus* la limitación por filtros físicos, químicos y biológicos, en la recuperación de la estructura y composición vegetal de los ecosistemas costeros (especialmente la selva seca), y sus funciones y servicios ecosistémicos en el centro de la costa de Veracruz. Los sitios fueron seleccionados con base en su extensión y grado de conservación. La aportación del presente trabajo corresponde a una de las metas particulares del proyecto antes mencionado y es la de caracterizar a la comunidad de HMA como parte de la biota hipogea de este ecosistema y comprender su importancia en los procesos ecosistémicos de sucesión y regeneración.

Sitios de muestreo

Se seleccionaron cuatro sitios correspondientes a un tipo diferente de vegetación, con una extensión seis hectáreas cada uno: 1) Selva mediana sub-caducifolia conservada; 2) Acahual de 17 años con dosel arbóreo cerrado; 3) Matorral de *Diphysa robinoides* Benth (Fabaceae) sobre dunas (Figura 4); y 4) Pastizal sobre dunas (Figura 5). Los primeros tres sitios están ubicados dentro

de CICOLMA y el último, en un terreno cercano perteneciente a ProNatura A.C. En la Cuadro 1 se muestran las características generales de los cuatro sitios muestreados.



Figura 4. Ubicación aproximada de los sitios de selva (1), acahual (2) y matorral (3).



Figura 5. Ubicación aproximada del pastizal (4) dentro de los terrenos de ProNatura A.C.

En cada uno de los cuatro tipos de vegetación se establecieron 10 unidades de muestreo de 2 m x 2 m, cuyas coordenadas se determinaron al azar, con la única condición de que la distancia mínima entre dos unidades debería ser superior a 20 m. Para el caso del matorral y el pastizal, la mitad de los puntos se localizó en zonas abiertas desprovistas de vegetación, mientras que la otra mitad se ubicó en zonas cubiertas por vegetación arbórea o arbustiva.

Recolecta del suelo

Dado que las esporas suelen estar heterogéneamente distribuidas, las muestras compuestas de suelo suelen ser más representativas que las muestras simples (Picone, 2000). En cada unidad de muestreo se retiró la capa de hojarasca del punto marcado por las coordenadas, se tomó el suelo de los primeros 15 cm de profundidad, así como de cuatro puntos ubicados a 1 m de dicho punto correspondientes a los cuatro puntos cardinales, conformando una mezcla compuesta de aproximadamente 1 Kg.

Se realizaron dos muestreos, uno durante la estación seca (octubre del año 2011) y el otro durante la estación lluviosa (mayo del año 2012), obteniendo un total de 80 muestras.

Extracción de esporas y determinación taxonómica de los HMA

Las esporas se extrajeron mediante la técnica de tamizado húmedo, decantación y de gradientes de densidad, modificada de Brundrett *et al.* (1996) (Anexo 1). Todas las esporas turgentes se separaron por morfotipos con base en sus características físicas (color, forma y tamaño). Posteriormente, la mitad de las esporas de cada morfotipo fue montada en laminillas permanentes para su identificación taxonómica con alcohol-polivinílico-lactoglicerol (PVLG) y la otra mitad en laminillas permanentes con una mezcla de PVLG y reactivo Melzer (el cual reacciona con los distintos estratos de la pared de las esporas) (Guadarrama *et al.*, 2014).

Cuadro 1. Descripción de los sitios de estudio (Moreno-Casasola, 2006 y Laborde *et al.* en preparación).

Sitios	Selva mediana sub-caducifolia	Acahual	Matorral sobre dunas costeras	Pastizal sobre dunas costeras
Estado de conservación/ perturbación	Selva conservada (protegida desde 1979).	Terreno inactivo desde finales de 1995. Se usó para la cría de ganado bovino durante 20 años. Actualmente tiene un dosel cerrado de entre 6m y 8m de altura.	Matorrales naturales.	Pastizales naturales. Es un terreno cercado donde se han instalado dispositivos de muestreo y monitoreo de la vegetación a largo plazo.
Tipo de vegetación	Primaria	Secundaria	Primaria	Primaria
Especies arbóreas dominantes	<i>Nectandra salicifolia</i> , <i>Brosimum alicastrum</i> y <i>Coccoloba humboldtii</i> .	<i>Leucaena leucocephala</i> , <i>Diphysa robinoides</i> y <i>Gliricidia sepium</i> .	<i>Bursera simaruba</i> , <i>Tecoma stans</i> y <i>Diphysa robinoides</i>	<i>Diphysa robinoides</i> y <i>Karwinskia humboldtiana</i>
Tipo de suelo predominante	Arenosol lúvico	Arenosol calcáreo ligeramente humificado	Arenosol cámbico	Arenosol calcáreo poco humificado
Topografía	Terreno semi-plano con pendientes suaves	Terreno plano	Sobre dunas estabilizadas	Sobre dunas móviles
Tamaño	6 ha	6 ha	6 ha	6 ha
Ubicación	En CICOLMA, dentro de un fragmento de selva de 50 ha.	En CICOLMA, junto a campos de cultivo	En CICOLMA, rodeado de pastizales naturales, se localiza entre las parcelas de selva y de acahual, a aproximadamente 300m de cada uno.	Fuera de CICOLMA, dentro de los terrenos de ProNaturaleza A.C. cercanos a la reserva.

Con el apoyo de la Maestra Laura Hernández, del Laboratorio de Micorrizas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, se determinaron las morfoespecies de HMA. Las preparaciones se observaron a detalle con un microscopio Zeiss® modelo Axioscop II Plus, con contraste de interferencia de Nomarski. Para la determinación se consideraron las características morfológicas de las esporas como color, tamaño, tipo de hifa, escudos de germinación y la consistencia, arreglo, ornamentación y reacción al Melzer de los estratos que componen la pared de las esporas. La determinación taxonómica de los HMA se realizó por comparación de las características observadas en los especímenes, con las de las descripciones especializadas de las especies que se reportan a nivel mundial, disponibles en <http://www.lrz-muenchen.de/~schuessler/amphylo/> (consultado 01 mayo 2013), además de las descritas en las páginas electrónicas de la International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi: invam.caf.wvu.edu (consultado 01 mayo 2013) y del Profesor Janus Blaszkowski: <http://www.zor.zut.edu.pl/Glomeromycota/> (consultado 01 mayo 2013). Para la nomenclatura y clasificación de las especies se sigue la propuesta de Schüßler y Walker (2010).

Adicionalmente, sólo para complementar y corroborar la información obtenida de las esporas extraídas de las muestras recolectadas en campo, se establecieron 40 macetas de propagación (Lopes *et al.*, 2009) en el Laboratorio de Micorrizas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala durante un periodo de seis meses. *Zea mays*, *Phaseolus coccineus* y *Agave maximiliana* se utilizaron como “plantas trampa”, con tepetate café-granson proporción 1:1 como sustrato. Como fuente de inóculo se utilizó una sub-muestra de suelo procedente de la muestra compuesta recolectada en campo. La sub-muestra se obtuvo al mezclar el suelo colectado en un punto en ambos muestreos obteniendo aproximadamente 300 g. Se estableció una maceta de propagación por cada punto de muestreo. Las esporas procedentes de las macetas de propagación fueron extraídas, separadas, montadas y determinadas taxonómicamente de la misma forma descrita anteriormente.

Datos de vegetación y suelo

Los datos correspondientes a la vegetación de los cuatro sitios de muestreo se generaron en colaboración con el grupo de trabajo del Dr. Javier Laborde del INECOL quien coordinó el proyecto general antes mencionado. Una parte de estos datos (abundancia y riqueza de especies) se utilizó en el análisis de esta tesis.

Para el censo de la vegetación se siguió el procedimiento propuesto por Condit (1997) con modificaciones. Se muestrearon 20 puntos al azar (diez de los cuales correspondieron con los puntos de muestreo de esporas) para cada sitio marcando un cuadro de 10 m X 10 m y un sub-cuadro de 5 m X 5 m. Dentro del cuadro de 10 m X 10 m se marcó e identificó a toda planta leñosa enraizada en el cuadro con un diámetro a la altura del pecho (DAP=1.30 m) igual o mayor a 50 mm y se mapearon en un croquis de cada cuadro. En el sub-cuadro de 5 m X 5 m, ubicado al centro del anterior, se identificó y estimó la cobertura del follaje por especie de todo arbusto o árbol con DAP menor a 50 mm y mayor a 1 m de altura (no se etiquetó ni midió el DAP). Además, se estimó en porcentaje, la cobertura sobre el suelo de plantas herbáceas no gramíneas, de pastos, hojarasca y suelo desnudo.

Los árboles grandes por fuera del cuadro de 10 m X 10 m, cuya copa estuviera por encima del sitio de muestreo del suelo, se les consideró como individuos por fuera del cuadro. A estos individuos se les midió el DAP, se marcaron, se identificaron y se midió la distancia y orientación del tronco al centro del cuadro.

De cada muestra compuesta se tomaron sub-muestras de 300g de suelo, las cuales fueron enviadas al Laboratorio de Fertilidad de Suelos y Química Ambiental del Colegio de Posgraduados, con la finalidad de realizarles análisis de pH, conductividad eléctrica, porcentaje de materia orgánica (MO), nitrógeno total, nitratos, amonio, fósforo Olsen, potasio y textura.

Análisis de datos

Para el análisis de datos de riqueza y abundancia de esporas, se utilizó un análisis de varianza (ANDeVA) de dos vías, considerando como factores de variación el tipo de vegetación y la estación del año. Para determinar si existían diferencias significativas se aplicó una prueba de Tukey. Además, se realizaron

pruebas de normalidad (Shapiro-Wilk test) y homogeneidad (Hartley F-max, Cochran C y Bartlett Chi-Sqr) de varianzas con los datos obtenidos. Los datos que no cumplieron con estos supuestos se transformaron con a raíz cuadrada (riqueza de esporas) y a logaritmo natural (abundancia de esporas).

Se utilizaron correlaciones de Spearman con un valor de significancia de $p < 0.05$ entre la riqueza y la abundancia de esporas entre sí y con respecto a las características edáficas, así como con la riqueza y abundancia vegetales.

Los análisis de varianza y correlación fueron realizados en el programa STATISTICA versión 8.0.

Se elaboró una tabla de frecuencias de las morfoespecies de HMA registradas en los distintos sitios y durante las dos estaciones del año.

Se calculó la diversidad por tipo de vegetación en cada muestreo para cada temporada y la diversidad promedio de cada sitio con el Índice Shannon-Wiener, ya que este índice muestra una mayor correlación de la diversidad con la riqueza de especies (Trejo y Dirzo, 2002), mediante la siguiente fórmula (Magurran, 2004): $H' = -\sum p_i \cdot \ln(p_i)$. Donde p_i es la abundancia relativa de cada especie y $\ln(p_i)$ es el logaritmo natural de la abundancia relativa.

Para determinar si el esfuerzo de muestreo fue suficiente, se elaboraron curvas de acumulación de especies para cada tipo de vegetación y para ambas temporadas de muestreo, y el resultado se comparó con el estimador de riqueza Jackknife 1, utilizando el programa EstimateS versión 9.0 (Colwell, 2009).

Se elaboró una matriz de datos con las morfoespecies registradas en cada sitio, por temporada de muestreo, para aplicar el Índice de Similitud de Sorensen: $S = 2C / (A + B)$. En esta ecuación, C es el número de especies en común para ambos sitios; A, el número de especies presentes en uno de los sitios comparados; mientras que B corresponde al número de especies presentes en el otro sitio.

Finalmente, para explorar la relación multifactorial existente entre la comunidad de HMA, la comunidad de plantas leñosas y las propiedades del suelo, se elaboró un Análisis Multivariado de Correspondencias Canónicas considerando los datos de diversidad de los HMA, de la vegetación y del análisis del suelo. El Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC) es una técnica de ordenación que extrae ejes continuos de variación a partir de los

datos de abundancia. 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 ó 1 y 3); cada uno de los cuales representa un porcentaje que las variables del suelo y de la vegetación explican del total de la varianza de los datos. Este análisis se realizó con el programa PC-ORD versión 4.0 (McCune y Mefford, 2006).

RESULTADOS

Riqueza de esporas de HMA

Se registraron un total de cinco familias, nueve géneros y 30 morfoespecies de HMA, tres de las cuales no pudieron identificarse como alguna de las morfoespecies conocidas (Cuadro 2). El sitio que tuvo la mayor riqueza (16 spp.) fue el matorral durante la época de secas, mientras que el menor número (7 spp.) correspondió a la selva en la temporada de lluvias (Cuadro 3). El género representado por un mayor número de morfoespecies fue *Acaulospora* (diez), seguido de *Scutellospora* y *Glomus* con cinco y cuatro morfoespecies, respectivamente.

Cuadro 2. Morfoespecies de hongos micorrizógenos arbusculares encontradas en cuatro tipos de vegetación de un mosaico forestal del trópico seco de Veracruz en CICOLMA.

Orden	Familias	Géneros	Especies HMA
Archaeosporales	Ambisporaceae	Ambispora	<i>Am. appendicula</i> Spain, Sieverd. & N.C. Schenck (1984)
			<i>Am. gerdemannii</i> S.L. Rose, B.A. Daniels & Trappe (1979)
Diversisporales	Acaulosporaceae	Acaulospora	<i>A. elegans</i>
			<i>A. excavata</i>
			<i>A. kentinensis</i> C.G. Wu & Y.S. Liu (1995)
			<i>A. laevis</i>
			<i>A. mellea</i>
			<i>A. rehmi</i>
			<i>A. scrobiculata</i>
			<i>A. sp. 1</i>
			<i>A. sp. 2</i>
			<i>A. spinosa</i>
	Gigasporaceae	Gigaspora	<i>G. gigantea</i> T.H. Nicolson & Gerd. (1968)
			<i>Racocetra</i>
		Scutellospora	<i>Ra. fulgida</i> Koske & C. Walker (1986)
			<i>Ra. gregaria</i> N.C. Schenck & T.H. Nicolson (1979)
			<i>Sc. calospora</i> T.H. Nicolson & Gerd. (1968)
			<i>Sc. cerradensis</i> X.L. Pan & G. Yun Zhang (1997)
			<i>Sc. dipurpurescens</i>
			<i>Sc. erythropus</i> Koske & C. Walker (1984)
			<i>Sc. pellucida</i> T.H. Nicolson & N. C. Schenck (1979)
Claroideoglomeraceae	Claroideoglopus	<i>C. claroideum</i> (Gl. claroideum) N. C. Schenck & G. S. Sm. (1982)	
		<i>C. etunicatum</i> (Gl. etunicatum) W.N. Becker & Gerd. (1977)	
Glomeraceae	Funnelformis	<i>F. constrictus</i> (Gl. constrictum) Trappe (1977)	
		<i>F. geosporus</i> (Gl. geosporum) C. Walker (1982)	
	Glomus	<i>Gl. albidum</i>	
		<i>Gl. globiferum</i>	
		<i>Gl. sp. 1</i>	
		<i>Gl. sp. 2</i>	
	Sclerocystis	<i>S. rubiforme</i> (Gl. rubiformis) R.T. Almeida & N.C. Schenck (1990)	
		<i>S. sinuosum</i> (Gl. sinuosa) R.T. Almeida & N.C. Schenck (1990)	

Tomando en cuenta ambos muestreos, en el matorral se registraron 22 de las 30 morfoespecies reportadas, seguido por el acahual con 16, el pastizal con 15 y finalmente la selva con 12 especies (Cuadro 3).

Cuadro 3. Riqueza y abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares por tipo de vegetación y periodo de muestreo.

Vegetación	Selva	Acahual	Matorral	Pastizal
Lluvias				
Riqueza específica	7	11	15	12
Esporas identificadas	25	150	64	29
Secas				
Riqueza específica	8	10	16	8
Esporas identificadas	18	113	90	49
Ambos muestreos				
Riqueza total	12	16	22	15

En el Cuadro 4 se muestra una comparación entre los valores de riqueza reportados en esta tesis y en otros ambientes tropicales estacionales en México y América Latina.

Cuadro 4. Comparación de la riqueza de morfoespecies y géneros de hongos micorrizógenos arbusculares entre el presente trabajo (segunda columna) y otros estudios realizados en otros bosques tropicales secos con régimen estacional y sitios adyacentes con cambio de uso de suelo.

Ecosistema(s)	Selva mediana sub-perennifolia, acahual, matorral y pastizal sobre dunas	Selva seca	Selva mediana caducifolia y pastizal	Selva mediana caducifolia y pastizales inducidos	Selva seca y áreas adyacentes perturbadas
Área de estudio	La Mancha, Veracruz, México (esta tesis)	Nizanda, Oaxaca, México (Guadarrama <i>et al.</i> , 2014)	La Huerta, Jalisco, México (Aguilar-Fernández <i>et al.</i> , 2009)	Lomas Barbudal, Guanacaste, Costa Rica (Johnson y Wedin, 1997)	Chamela, Jalisco, México (Gavito <i>et al.</i> , 2008)
Géneros reportados	9	7	4	5	5
Géneros con mayor número de morfoespecies	<i>Acaulospora</i> y <i>Glomus</i>	<i>Glomus</i>	<i>Glomus</i> , <i>Acaulospora</i> y <i>Gigaspora</i>	<i>Glomus</i> y <i>Acaulospora</i>	<i>Glomus</i> y <i>Acaulospora</i>
Morfoespecies reportadas	30	25	18	28	39

Abundancia de esporas de HMA

Para los cuatro sitios de muestreo, las morfoespecies más abundantes fueron *Ambispora gerdemanni*, *Gigaspora gigantea* y *Funneliformis geosporus* con 81, 45 y 25 esporas en la temporada de lluvias y con 89, 39 y 58 esporas, en la temporada de secas, respectivamente. Más de 50% del total de esporas identificadas pertenecieron al acahual, mientras que el pastizal aportó la menor cantidad de esporas identificadas con 5.93% del total (Figura 6).

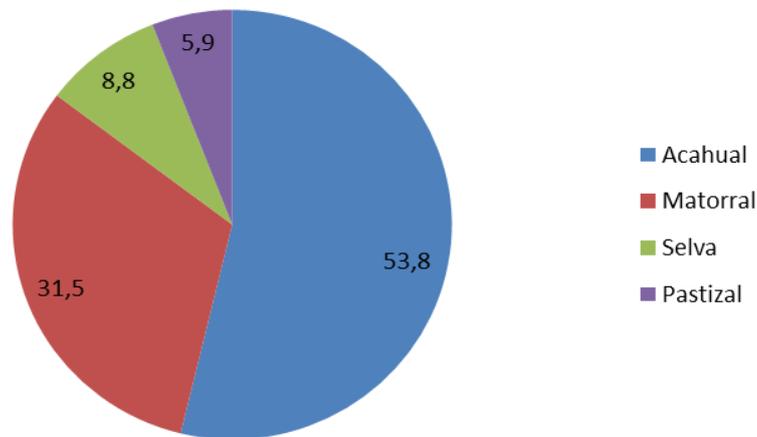


Figura 6. Abundancia relativa (%) de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares por tipo de vegetación para ambos periodos de muestreo.

De acuerdo con los datos de abundancia relativa, las morfoespecies dominantes variaron notable en la selva en función de la estacionalidad (Figura 7), donde la morfoespecie dominante en temporada de secas *Racocetra fulgida* ni siquiera estuvo presente en el muestreo de lluvias.

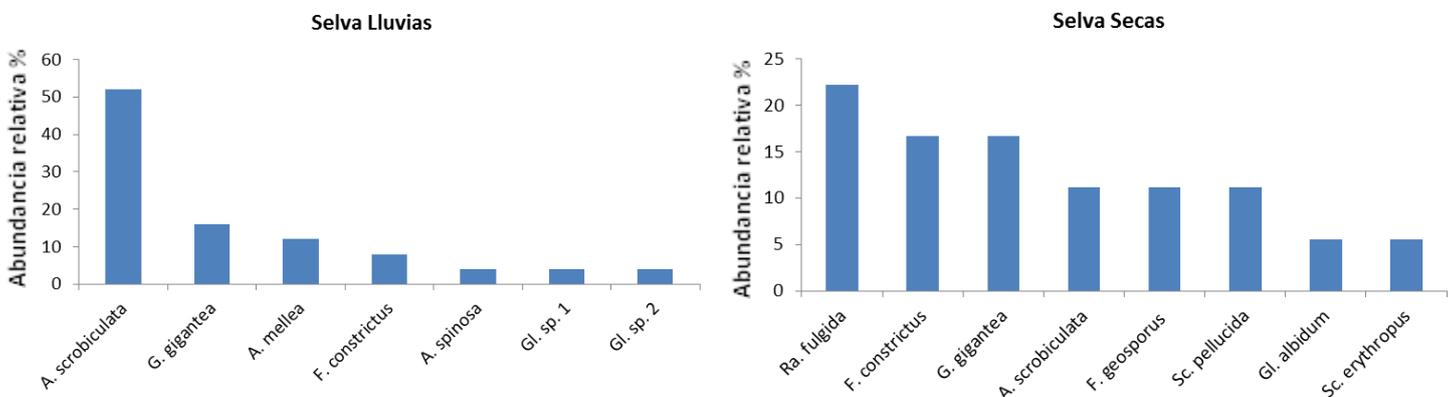


Figura 7. Abundancia relativa de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares de las morfoespecies encontradas en un fragmento de selva mediana sub-perennifolia de La Mancha, Veracruz, en dos temporadas.

El acahual fue el ambiente con menor variación de especies dominantes; en ambas temporadas sobresalió *Am. gerdemannii* con una abundancia superior a 50%, seguida de *G. gigantea*, *F. constrictus* y *F. geosporus* (Figura 8).

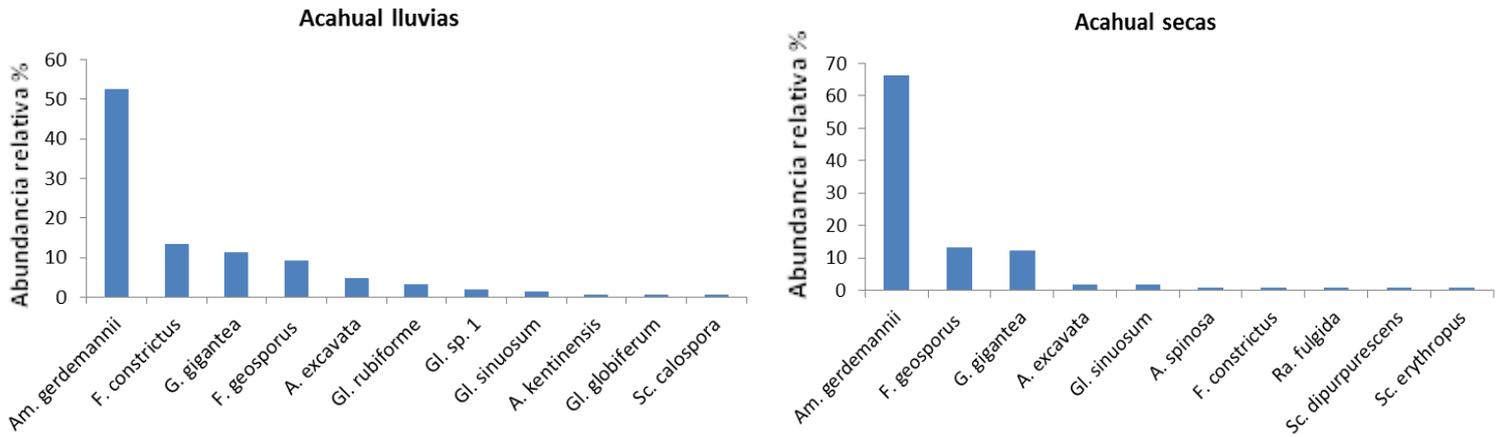


Figura 8. Abundancia relativa de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares de las morfoespecies encontradas en un fragmento de acahual de La Mancha, Veracruz, en dos temporadas.

En el caso del matorral, aun cuando los porcentajes de abundancia relativa variaron de acuerdo al periodo, las especies dominantes (*G. gigantea*, *F. geosporus*, *Am. gerdemannii*, *Ra. fulgida* y *Sclerocystis erithropus*) tendieron a mantenerse en proporciones similares durante ambas temporadas, sin alcanzar el 35% de abundancia relativa (Figura 9).

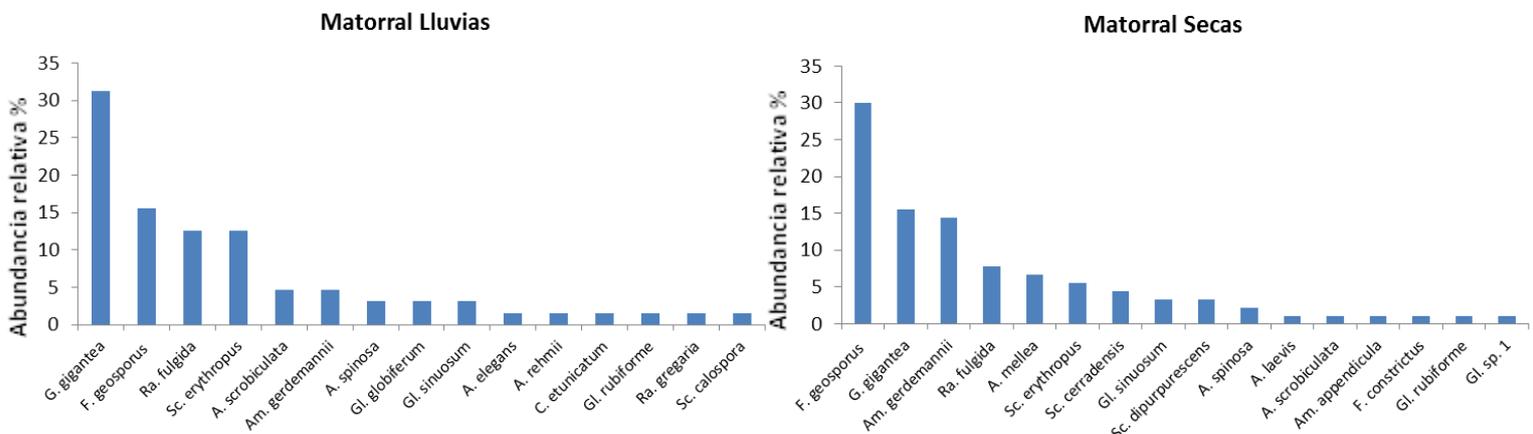


Figura 9. Abundancia relativa de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares de las morfoespecies encontradas en un fragmento de matorral sobre dunas de La Mancha, Veracruz, en dos temporadas.

Tal como se observa en la Figura 10, en el pastizal se encontró a *Sc. erythropus* como la especie dominante en ambos muestreos, seguida de *F. geosporus* y *G. gigantea*.

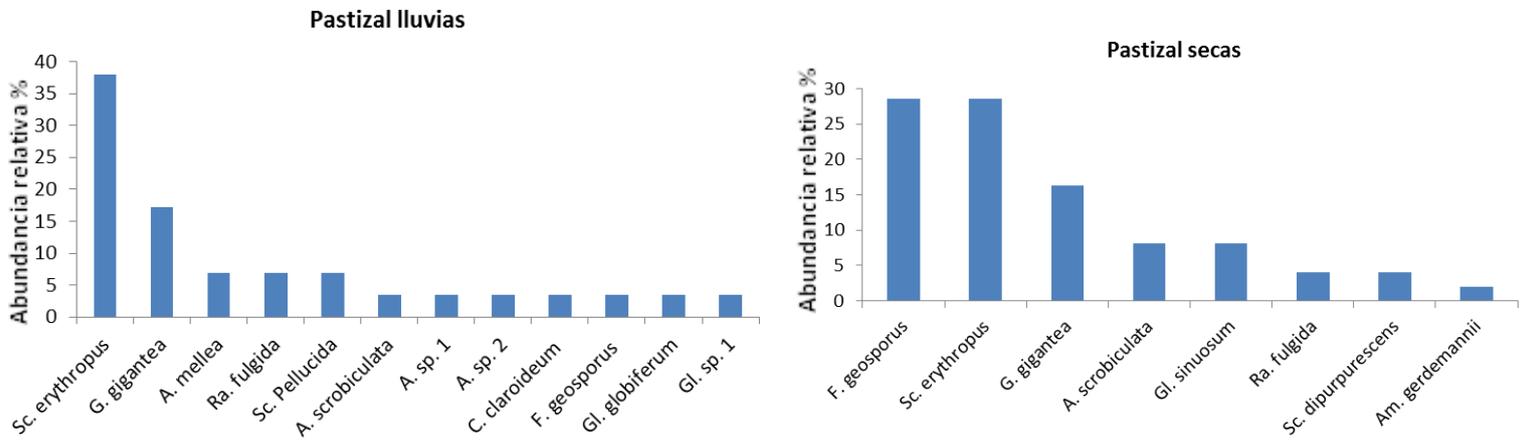


Figura 10 Abundancia relativa de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares de las morfoespecies encontradas en un fragmento de pastizal sobre dunas de La Mancha, Veracruz, en dos temporadas.

A pesar de que el género *Acaulospora* fue el mejor representado con un tercio de las morfoespecies registradas, y de que se encontró en los cuatro tipos de vegetación en ambos periodos de muestreo, la abundancia relativa de sus morfoespecies fue más bien baja con porcentajes inferiores a 15%.

Análisis de varianza

Tanto para la riqueza como para la abundancia se encontraron diferencias significativas entre sitios ($F_{3, 72} = 7.22$ y $P = 0.0002$ para la riqueza y $F_{3, 72} = 9.89$ y $P < 0.0001$ para la abundancia), más no entre temporadas ni en la interacción sitio/temporada (Figuras 11 y 12).

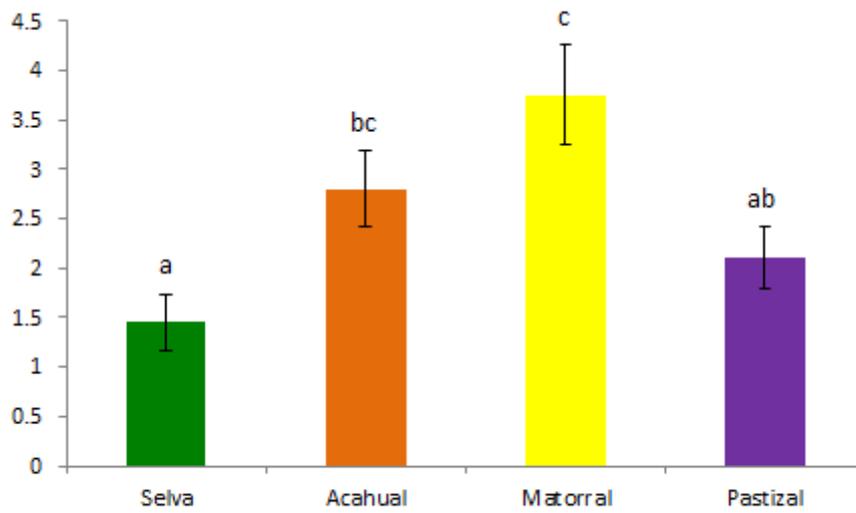


Figura 11. Riqueza promedio ($X \pm EE$) de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares por tipo de vegetación. Letras distintas muestran diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey ($p < 0.05$).

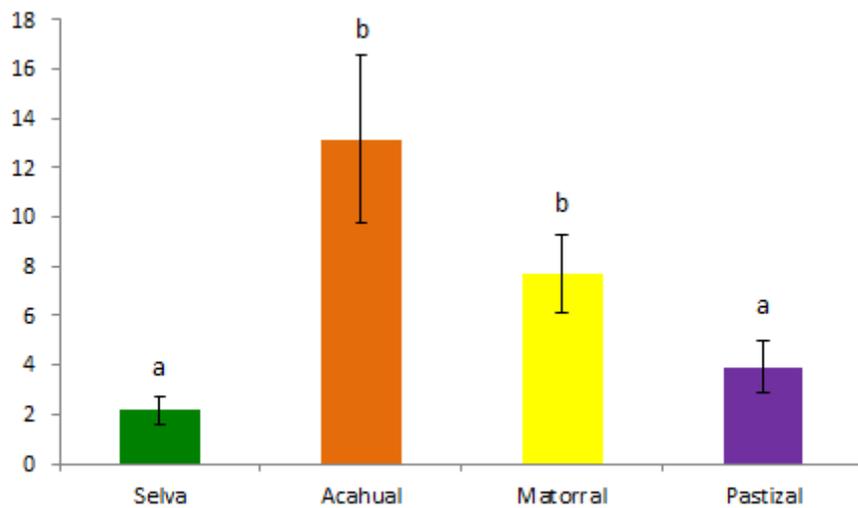


Figura 12. Abundancia de esporas de HMA por tipo de vegetación ($X \pm EE$). Letras distintas muestran diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey ($p < 0.05$).

Frecuencia de las morfoespecies de HMA

Las únicas morfoespecies presentes en los cuatro tipos de vegetación fueron *Ambispora gerdemannii* S.L. Rose, B.A. Daniels & Trappe, *Gigaspora gigantea* T.H. Nicolson & Gerd., *Racocetra fulgida* Koske & C. Walker, *Scutellospora erythropus* Koske & C. Walker, *Funneliformis geosporus* (*Gl. geosporum*) C. Walker, y *Glomus* sp. 1. La morfoespecie más frecuente fue *G. gigantea*, siendo la única presente en todos los sitios en ambas temporadas de muestreo, le siguieron *F. geosporus*, *Sc. erythropus* y *Ra. fulgida*. Es destacable que 14 de las 30 morfoespecies reportadas se encontraron en un solo tipo de vegetación, la mayor parte de las cuales (siete) pertenecieron al matorral, el pastizal le siguió con tres morfoespecies y la selva y el acahual contaron con dos morfoespecies cada uno. Las dos morfoespecies reportadas como únicas en selva pertenecieron al género *Glomus*, de hecho, sólo en este sitio se reportaron morfoespecies únicas de dicho género (Figura 13).

Por otra parte, considerando los cuatro sitios, siete de las diez morfoespecies de *Acaulospora* son únicas de un solo tipo de vegetación, seis de las cuales sólo se registraron en una temporada de muestreo, siendo *A. excavata* la única reportada en lluvias y secas. La mayoría de las morfoespecies únicas de *Acaulospora* se hallaron en el matorral (cuatro), seguido de pastizal y acahual con dos morfoespecies cada uno (Figura 13).

FRECUENCIA DE MORFOESPECIES DE HMA EN CICOLMA											
MORFOESPECIES HMA	LLUVIAS					SECAS					TOTAL
	SEL	ACA	MAT	PAS	TOTAL LLUVIAS	SEL	ACA	MAT	PAS	TOTAL SECAS	TOTAL 2 ESTACIONES
<i>Ambispora appendicula</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Am. gerdemannii</i>	0	4	1	0	2	0	5	4	1	3	5
<i>Acaulospora elegans</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>A. excavata</i>	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	2
<i>A. kentinensis</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>A. laevis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>A. mellea</i>	1	0	0	2	2	0	0	3	0	1	3
<i>A. rehmsii</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>A. scrobiculata</i>	2	0	1	1	3	2	0	1	2	3	6
<i>A. sp. 1</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>A. sp. 2</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>A. spinosa</i>	1	0	2	0	2	0	1	2	0	2	4
<i>Gigaspora gigantea</i>	3	6	5	4	4	3	4	7	4	4	8
<i>Racocetra fulgida</i>	0	0	1	2	2	3	1	3	1	4	6
<i>Ra. gregaria</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Scutellospora calospora</i>	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	2
<i>Sc. cerradensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1
<i>Sc. dipurpurescens</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	3	3
<i>Sc. erythropus</i>	0	0	3	5	2	1	1	4	2	4	6
<i>Sc. pellucida</i>	0	0	0	2	1	1	0	0	0	1	2
<i>Claroideoglogus claroideum</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>C. etunicatum</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Funneliformis constrictus</i>	2	7	0	0	2	3	1	1	0	3	5
<i>F. geosporus</i>	0	2	6	1	3	2	5	5	4	4	7
<i>Glomus albidum</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Gl. globiferum</i>	0	1	2	0	2	0	0	0	0	0	2
<i>Gl. sp. 1</i>	1	2	0	1	3	0	0	1	0	1	4
<i>Gl. sp. 2</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Sclerocystis rubiforme</i>	0	2	1	0	2	0	0	1	0	1	3
<i>S. sinuosum</i>	0	2	2	0	2	0	1	2	3	3	5

Figura 13. Frecuencia de cada morfoespecie de hongos micorrizógenos arbusculares por sitio y temporada de muestreo. SEL=Selva, MAT=Matorral, PAS=Pastizal y ACA=Acahual. Los números dentro de las celdas bajo cada tipo de vegetación indican el número de réplicas en que la especie fue registrada, mientras que los números en TOTAL LLUVIAS, TOTAL SECAS Y TOTAL 2 TEMPORADAS corresponden a la cantidad de ambientes en que la especie fue encontrada. En verde se indican las especies únicas de un solo sitio encontradas en la estación lluviosa; en marrón, las especies únicas de un solo sitio encontradas en la estación seca; en azul, las especies únicas de un sitio encontradas en ambos muestreos. El color rojo señala las especies presentes en uno o más sitios pero encontradas únicamente durante la estación lluviosa y en amarillo, las especies presentes en uno o más sitios pero encontradas sólo durante la estación seca.

Aunque de acuerdo con el ANdeVA la estacionalidad del sistema no influyó significativamente ni en la riqueza ni en la abundancia de esporas, se observó un recambio muy marcado en la estructura de las especies de HMA debido al cambio de estación, ya que 16 de las 30 morfoespecies sólo aparecieron en una de las dos temporadas -11 en temporada de lluvias y 5 en temporada de secas- (Figura 13).

Diversidad de HMA

De acuerdo con el índice de Shannon-Wiener, el ambiente que mostró mayor diversidad promedio fue el matorral (3.17), mientras que el acahual es el sitio con menor diversidad con un valor de 1.96 (Cuadro 5).

Cuadro 5. Índice de diversidad de Shannon-Wiener de hongos micorrizógenos arbusculares en La Mancha, Veracruz, por tipo de vegetación y temporada, y de la diversidad promedio por cada sitio para ambas temporadas ($X \pm DE$, $n=20$).

DIVERSIDAD POR TIPO DE SITIO Y TEMPORADA			PROMEDIO PARA CADA SITIO
SELVA	LLUVIAS	2.13	2.52 \pm 0.54
	SECAS	2.90	
MATORRAL	LLUVIAS	3.14	3.17 \pm 0.04
	SECAS	3.20	
PASTIZAL	LLUVIAS	2.94	2.74 \pm 0.28
	SECAS	2.54	
ACAHUAL	LLUVIAS	2.26	1.96 \pm 0.42
	SECAS	1.66	

Curvas de acumulación

Se construyeron curvas de acumulación por cada sitio y por temporada de muestreo. En todas las curvas se alcanzó la asíntota, lo que indicó que el esfuerzo de muestreo fue suficiente para representar a la comunidad de HMA en el área de estudio. Sin embargo, cuando se aplicó el estimador de riqueza Jackknife 1, la curva de acumulación calculada se encontró por arriba de la curva de especies observadas en todos los casos, lo que sugiere que con un mayor esfuerzo de muestreo podrían encontrarse nuevas morfoespecies (Figuras 14, 15, 16 y 17).

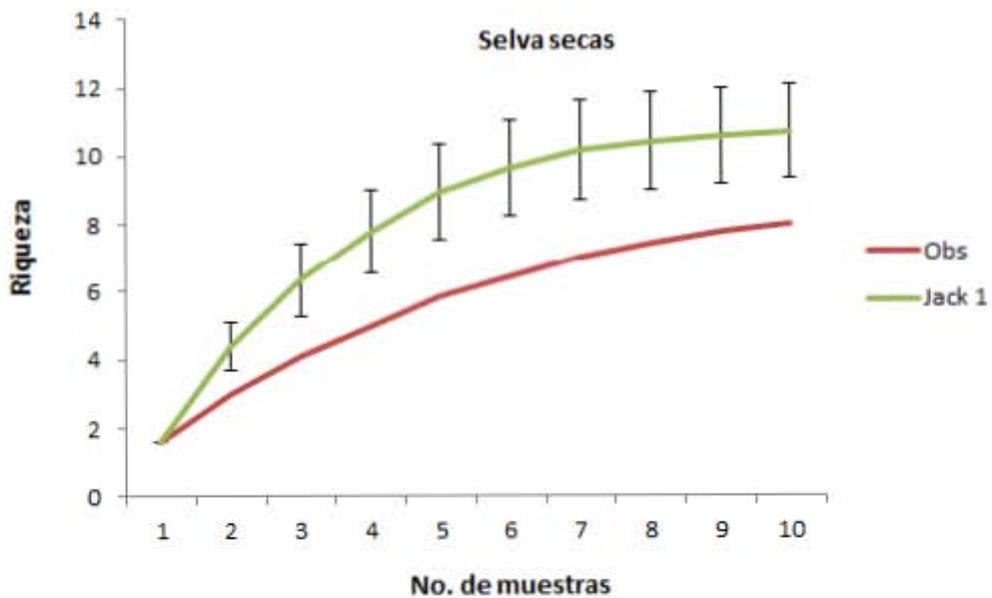
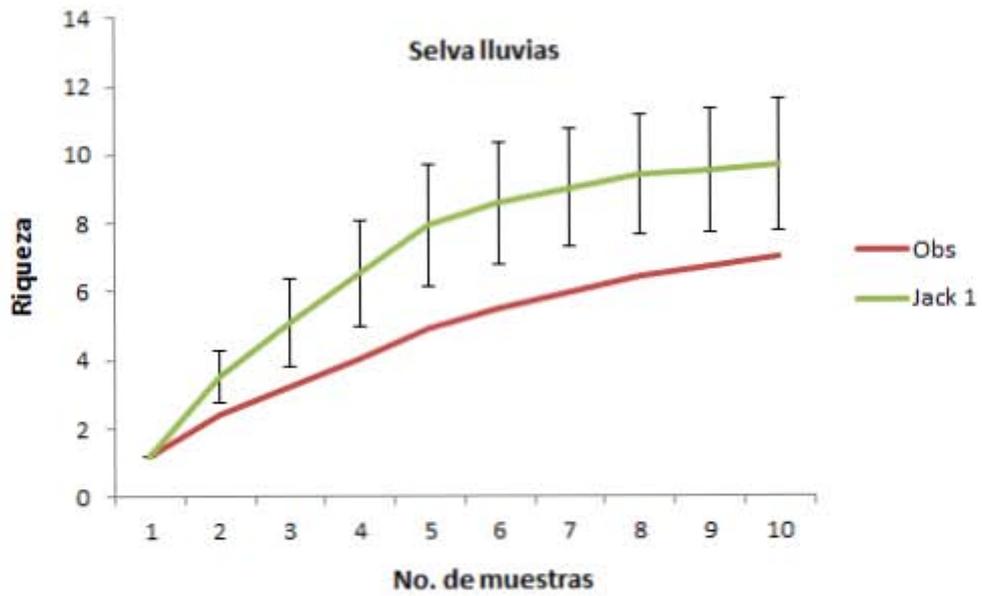


Figura 14. Curva de acumulación de morfoespecies observadas (Obs) de hongos micorrizógenos arbusculares y de acuerdo al índice Jackknife 1 (Est) ($X \pm E.E.$) en la selva para la temporada de lluvias y secas.

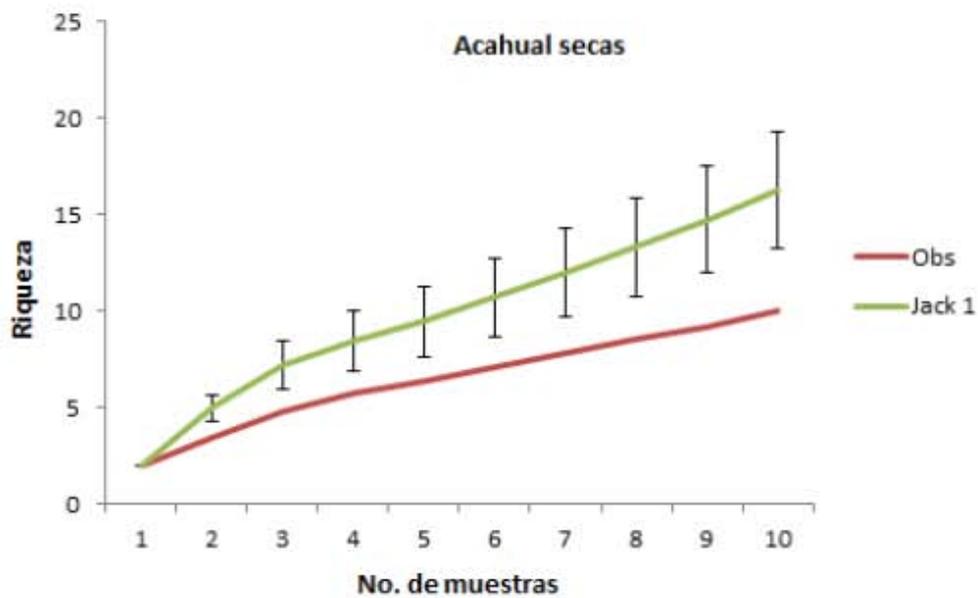
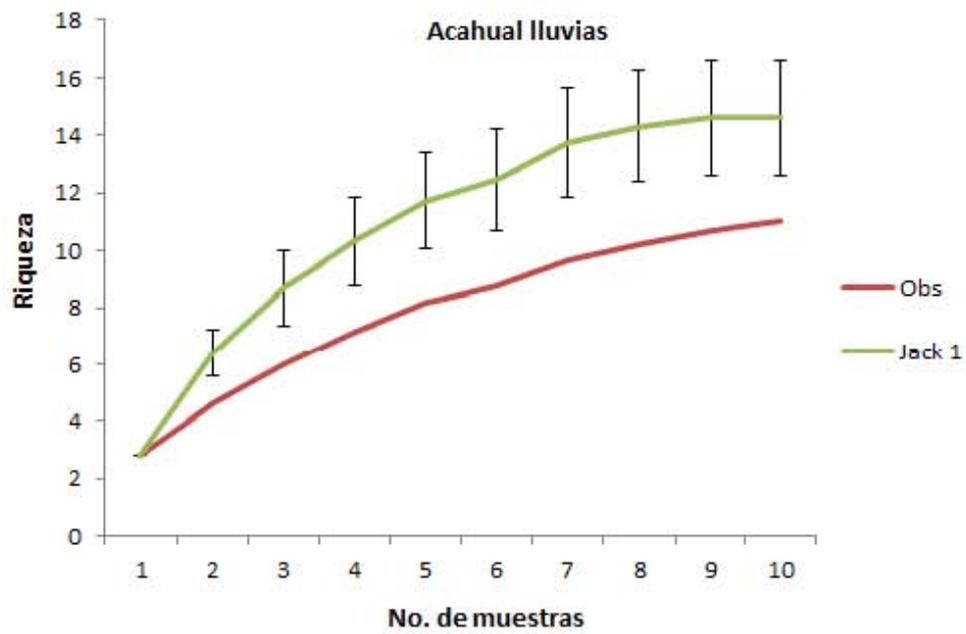


Figura 15. Curva de acumulación de morfoespecies observadas (Obs) de hongos micorrizógenos arbusculares y de acuerdo al índice Jackknife 1 (Est) ($X \pm E.E.$) en el acahual para la temporada de lluvias y secas.

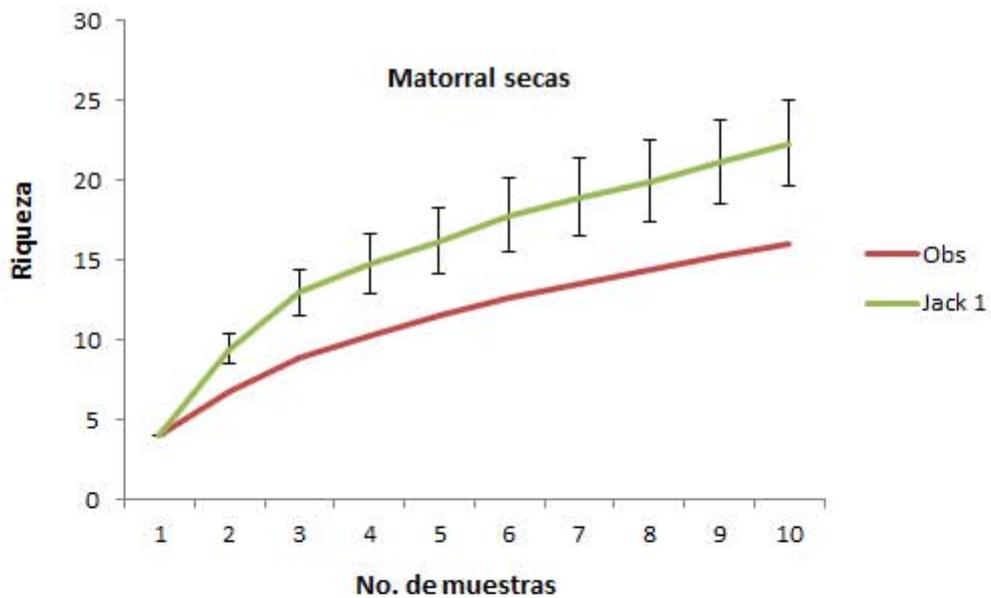
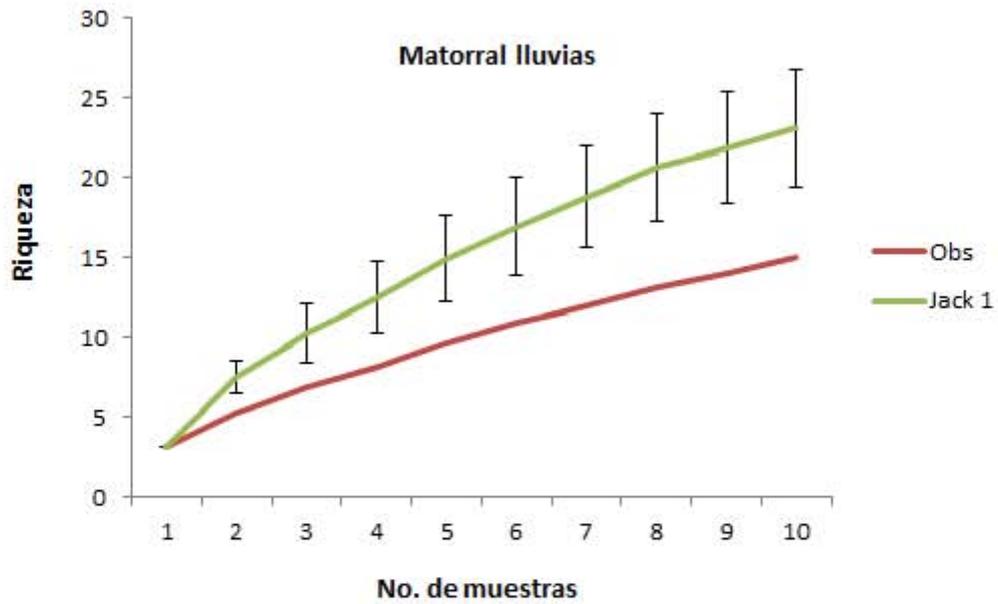


Figura 16. Curva de acumulación de morfoespecies observadas (Obs) de hongos micorrizógenos arbusculares y de acuerdo al índice Jackknife 1 (Est) ($X \pm E.E.$) en el matorral para la temporada de lluvias y secas.

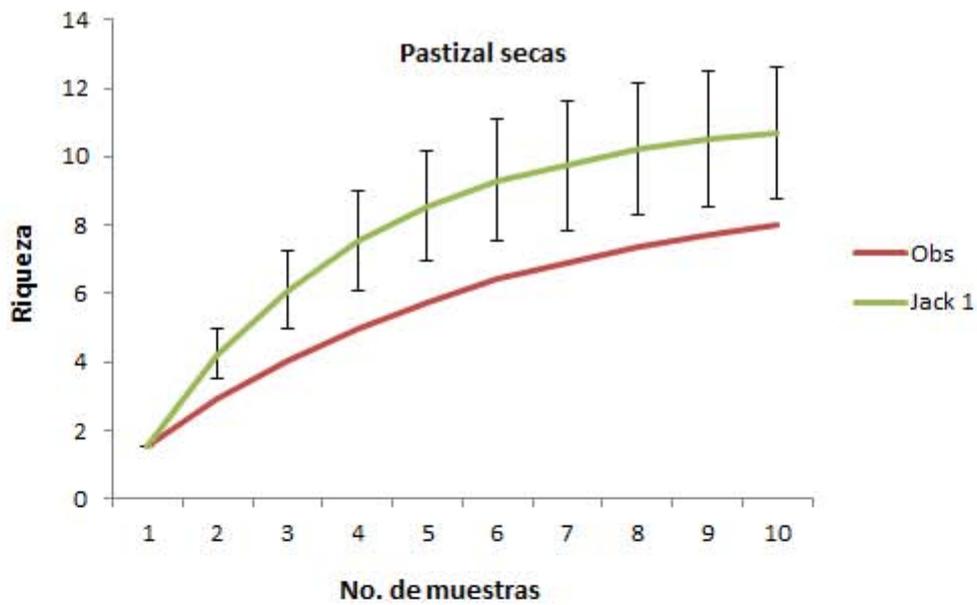
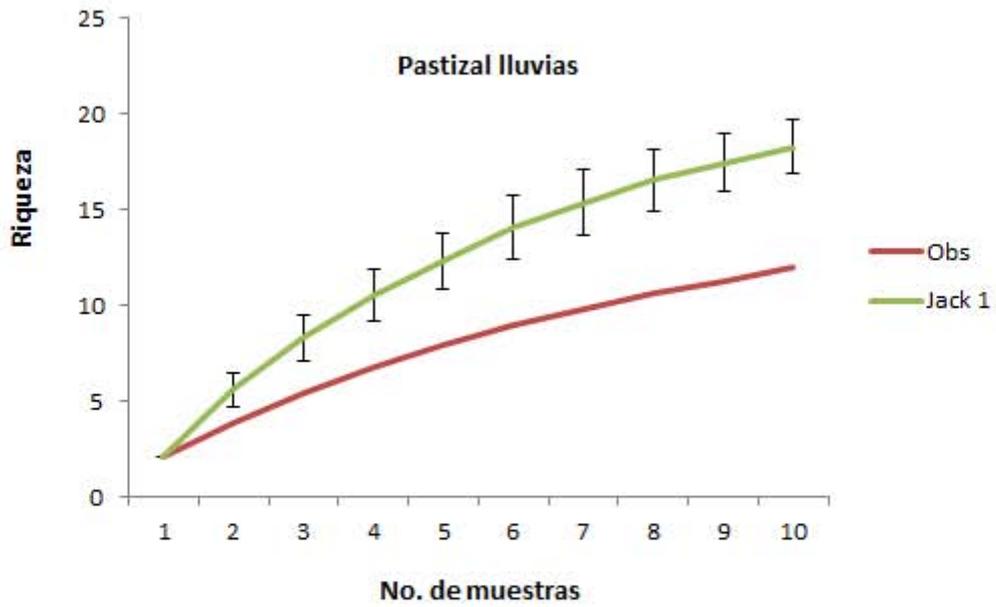


Figura 17. Curva de acumulación de morfoespecies observadas (Obs) de hongos micorrizógenos arbusculares y de acuerdo al índice Jackknife 1 (Est) ($X \pm E.E.$) en el pastizal para la temporada de llluvias y secas.

Análisis de similitud

El efecto de la estacionalidad sobre la variación de morfoespecies se corroboró con el índice de similitud de Sorensen, siendo la selva especialmente notable con una similitud entre la temporada de lluvias y de secas del 0.40 con sólo tres morfoespecies compartidas (Cuadro 6). La mayor similitud se registró entre el pastizal en temporada de secas y el acahual en temporada de secas. El pastizal en ambas temporadas presentó la mayor similitud con la selva en temporada de secas. El matorral en temporada de secas presentó la mayor similitud con el acahual en temporada de secas, y en temporada lluvias, con el pastizal en temporada de secas. No fue posible determinar patrones claros de similitud entre los cuatro ambientes.

Cuadro 6. Similitud entre sitios por periodos de muestreo en La Mancha, Veracruz. S= selva mediana sub-perennifolia, M= matorral sobre dunas, P= pastizal sobre dunas, A= Acahual, (LI)= estación lluviosa y (Sec)= estación seca. En negritas se indican los valores más altos de similitud para cada columna.

	S (LI)	S (Sec)	M (LI)	M (Sec)	P (LI)	P (Sec)	A (LI)	A (Sec)
S (LI)								
S (Sec)	0,40							
M (LI)	0,27	0,43						
M (Sec)	0,52	0,50	0,58					
P (LI)	0,42	0,60	0,44	0,50				
P (Sec)	0,27	0,63	0,61	0,67	0,50			
A (LI)	0,33	0,32	0,54	0,52	0,35	0,42		
A (Sec)	0,35	0,56	0,56	0,69	0,36	0,78	0,57	

Vegetación

En la selva se encontraron los valores más altos de riqueza de especies y de abundancia relativa de plantas leñosas. *Nectandra salicifolia* fue la especie más frecuente y abundante.

El acahual presentó los valores más altos de abundancia de plantas leñosas, las especies más frecuentes fueron *Bursera simaruba*, *Cedrela odorata*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Guazuma ulmifolia*, *Leucaena leucocephala* y *Diphysa robinoides*. *Leucaena leucocephala* fue también la

especie más abundante. *Panicum maximum* fue la especie de pasto más abundante.

En el matorral la riqueza de especies leñosas tuvo su valor más bajo. Al igual que en el acahual, las especies más frecuentes fueron *Diphysa robinoides* y *Bursera simaruba*, pero la más abundante fue *Tecoma stans*. La especie de pasto más abundante fue *Schizachyrium scoparium*.

La vegetación leñosa del pastizal se caracterizó por valores bajos de abundancia relativa y riqueza específica. La especie más frecuente no pudo ser identificada, le siguieron *Bursera simaruba* y *Karwinskia humboldtiana*. La misma especie sin identificar resultó ser también la más abundante; la segunda especie más abundante fue *Karwinskia humboldtiana*. Abundaron las especies de pastos del género *Cenchrus* sp., *Aristida tehuacanensis* y *Melinis repens*.

Parámetros del suelo

De acuerdo con los análisis del suelo (Cuadro 7), la clasificación textural fue areno-francosa para el acahual, de arenosa a areno-francosa en el matorral, franco-arenosa, areno-francosa y arenosa para la selva; y arenosa para el pastizal. El pH fue ligeramente alcalino en los cuatro sitios, oscilando entre 8 y 8.5, presentando valores más altos en la temporada de lluvias. La materia orgánica alcanzó el valor más alto en selva y acahual durante la temporada se secas, con valores superiores al 3%. El porcentaje de nitrógeno total (Kjeldahl) se mantuvo prácticamente constante durante la temporada de lluvias y secas siendo nuevamente el acahual y la selva los dos sitios con valores más elevados. El pastizal se destacó como el ambiente con los valores más altos de fósforo, y, por ser el único sitio donde la mayor concentración de fósforo se da en la temporada de secas y no en la de lluvias. La concentración de nitratos disminuyó en todos los sitios durante la temporada de lluvias, con la excepción del matorral, donde se mantuvo constante, siendo nuevamente el acahual y la selva los sitios con las concentraciones más elevadas. Los resultados completos del análisis del suelo se muestran en el Anexo 2.

Análisis de Correlación

El análisis de correlación ($P < 0.05$) entre las variables del suelo y de la vegetación, y la riqueza y abundancia de los HMA por cada temporada de

muestreo se presenta en el Cuadro 8. En ambas temporadas, la riqueza y abundancia de HMA se correlacionaron positivamente entre sí, por otra parte, en la época de secas, se encontró una correlación significativa negativa entre la riqueza de la vegetación y la abundancia y la riqueza de esporas. En temporada de lluvias, la riqueza de la vegetación sólo se correlacionó significativamente con la riqueza de los HMA; por otra parte, se encontró una correlación negativa con la materia orgánica.

Cuadro 7. Valores promedio ($X \pm DE$, $n=10$); de las principales características edáficas por sitio y temporada de muestreo en La Mancha, Veracruz.

	Selva		Acahual		Matorral		Pastizal	
	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias
pH	8 ± 0.28	8 ± 0.13	8.1 ± 0.17	8 ± 0.22	8.5 ± 0.14	8.3 ± 0.15	8.5 ± 0.30	8.3 ± 0.20
M.O. (%)	3.53 ± 1.80	2.44 ± 1.25	3.37 ± 1.54	2.13 ± 0.85	1.11 ± 0.54	1.10 ± 0.27	0.89 ± 0.49	0.97 ± 0.65
N total (%)	0.14 ± 0.08	0.12 ± 0.10	0.15 ± 0.04	0.15 ± 0.08	0.05 ± 0.03	0.04 ± 0.02	0.03 ± 0.02	0.05 ± 0.06
P (Olsen) (ppm)	4.21 ± 3.96	5.13 ± 2.59	2.38 ± 1.93	6.58 ± 3.57	3.89 ± 2.56	5.60 ± 2.42	9.28 ± 4.20	6.60 ± 2.00
N-NO₃ (ppm)	26.39 ± 9.24	17.05 ± 5.56	30.50 ± 9.60	19.70 ± 7.40	14.52 ± 4.67	14.36 ± 4.90	21.19 ± 10.25	8.88 ± 6.02
N-NH₄ (ppm)	13.77 ± 7.73	14.66 ± 4.60	11.80 ± 2.50	15.21 ± 5.03	17.15 ± 5.43	13.02 ± 3.24	15.13 ± 3.91	9.69 ± 5.23
Arenas (%)	84.74 ± 6.57	85.74 ± 9.70	83.94 ± 2.23	87.64 ± 3.68	90.44 ± 5.23	93.44 ± 4.45	96.60 ± 0.71	95.54 ± 1.06
Limos (%)	6.82 ± 3.16	7.52 ± 4.84	6.92 ± 1.14	7.02 ± 2.51	5.32 ± 4.49	3.22 ± 2.08	1.26 ± 0.46	2.42 ± 0.82
Arcillas (%)	8.44 ± 3.57	6.74 ± 5.20	9.14 ± 1.79	5.34 ± 1.57	4.24 ± 1.69	3.34 ± 2.50	2.136 ± 0.58	2.04 ± 0.47

Cuadro 8. Análisis de correlación de las variables de los hongos micorrizógenos arbusculares, el suelo y la vegetación por periodos de muestreo en La Mancha, Veracruz.

LLUVIAS			SECAS		
VARIABLES	RIQUEZA DE ESPORAS	ABUNDANCIA DE ESPORAS	VARIABLES	RIQUEZA DE ESPORAS	ABUNDANCIA DE ESPORAS
Riqueza de esporas	1.00	0.78	Riqueza de esporas	1.00	0.88
Abundancia de esporas	0.78	1.00	Abundancia de esporas	0.88	1.00
pH	0.11	0.04	pH	0.21	0.17
M.O.	-0.19	-0.39	M.O.	-0.20	-0.13
N total (Kjeldal)	-0.13	0.03	N total (Kjeldal)	-0.20	-0.17
P	-0.03	0.06	P	-0.16	-0.10
N-NO ₃	0.09	0.21	N-NO ₃	-0.19	-0.06
N-NH ₄	0.11	0.16	N-NH ₄	0.15	0.17
Arena	0.01	-0.20	Arena	0.14	0.17
Limo	-0.01	0.20	Limo	-0.06	-0.09
Arcilla	0.04	0.22	Arcilla	-0.22	-0.22
Riqueza vegetal	-0.34	-0.24	Riqueza vegetal	-0.34	-0.38
Abundancia vegetal	-0.03	0.05	Abundancia vegetal	-0.16	-0.15

Análisis de Correspondencias Canónicas

Finalmente, para examinar la interdependencia entre las variables del conjunto de datos obtenido, se aplicó un Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC). Al analizar una matriz construida con todos los datos de los cuatro sitios de estudio no se obtuvo ningún vector que definiera patrones claros de interdependencia; sin embargo, los *eigenvalues* obtenidos para los ejes 1, 2 y 3 del modelo, así como la correlación de Pearson, explicaron un porcentaje de la variación lo suficientemente robusto como para concluir que dicha variación no es aleatoria (Anexo 3). Por lo tanto, se construyeron matrices individuales para cada uno de los cuatro tipos de vegetación.

Para la selva, la materia orgánica se destaca como el vector principal (eje 1 vs 2) y se encontró completamente asociado al eje 1. Al analizar la distribución de las especies en función de esta variable se puede observar que

algunas especies (*G. albidum*, *F. geosporus*, *Ra. Fulgida*, *F. constrictus* y *G. gigantea*) fueron más abundantes cuando la concentración de materia orgánica eran bajas.

Los porcentajes de arenas, arcillas y el pH se destacaron como vectores suplementarios (eje 1 vs 3) (Figuras 18 y 19).

En lo que respecta al matorral, los vectores que determinaron la agrupación de los puntos muestreados y las especies de HMA fueron, en primer término, el fósforo (completamente acoplado al eje 1), la abundancia de especies vegetales leñosas y el porcentaje de arcillas (gráfico de los ejes 1 vs 2).

Los niveles de fósforo y de arcillas también aparecieron como vectores suplementarios; además, del nitrógeno (nitratos, amonio y nitrógeno total) en el gráfico de los ejes 1 vs 3 (Figura 20).

En el acahual, el nitrógeno total (completamente asociado al eje 1), la abundancia de plantas leñosas, la cantidad de arena y arcilla en el suelo resultaron ser los vectores principales, mientras que el pH y el nitrógeno en forma de amonio (totalmente asociado al eje 3) fueron vectores importantes en el gráfico 1 vs 3 (Figura 21).

Finalmente, el pastizal tuvo a la abundancia de especies vegetales leñosas y la cantidad de arena y arcilla como vectores principales, mientras que la materia orgánica resultó un vector secundario (Figura 22).

SELVA EJE 1 VS 2

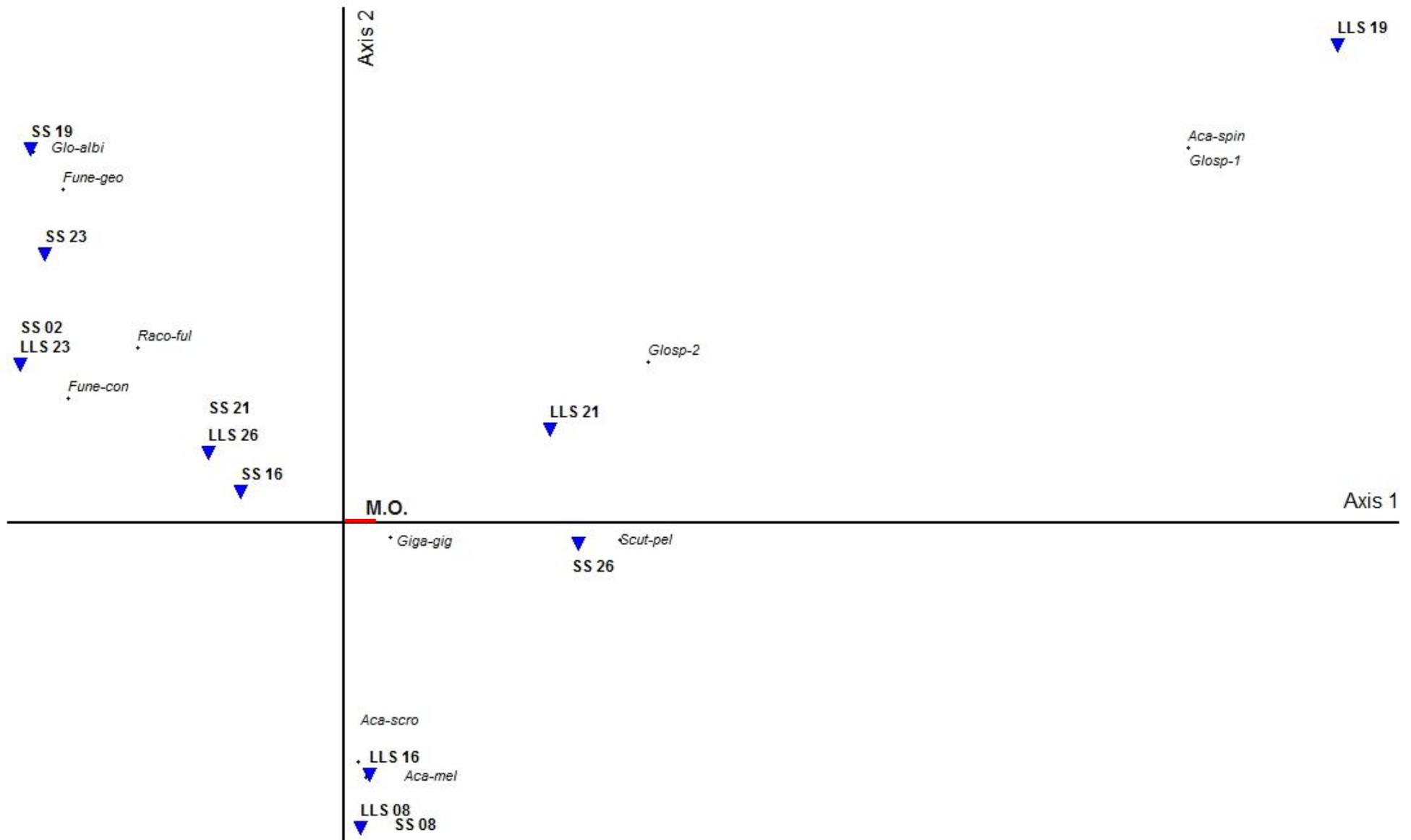


Figura 18. Análisis de Correspondencias Canónicas (Selva, ejes 1 vs 2). Los triángulos invertidos indican puntos de muestreo: “LL” 46 corresponde a “lluvias”, “S” corresponde a “secas” y las abreviaturas en cursivas representan morfoespecies de hongos micorrizógenos arbusculares. El eje 1 explicó 20.3% de la variación y el eje 2 explicó 18.7%.

SELVA EJE 1 VS 3

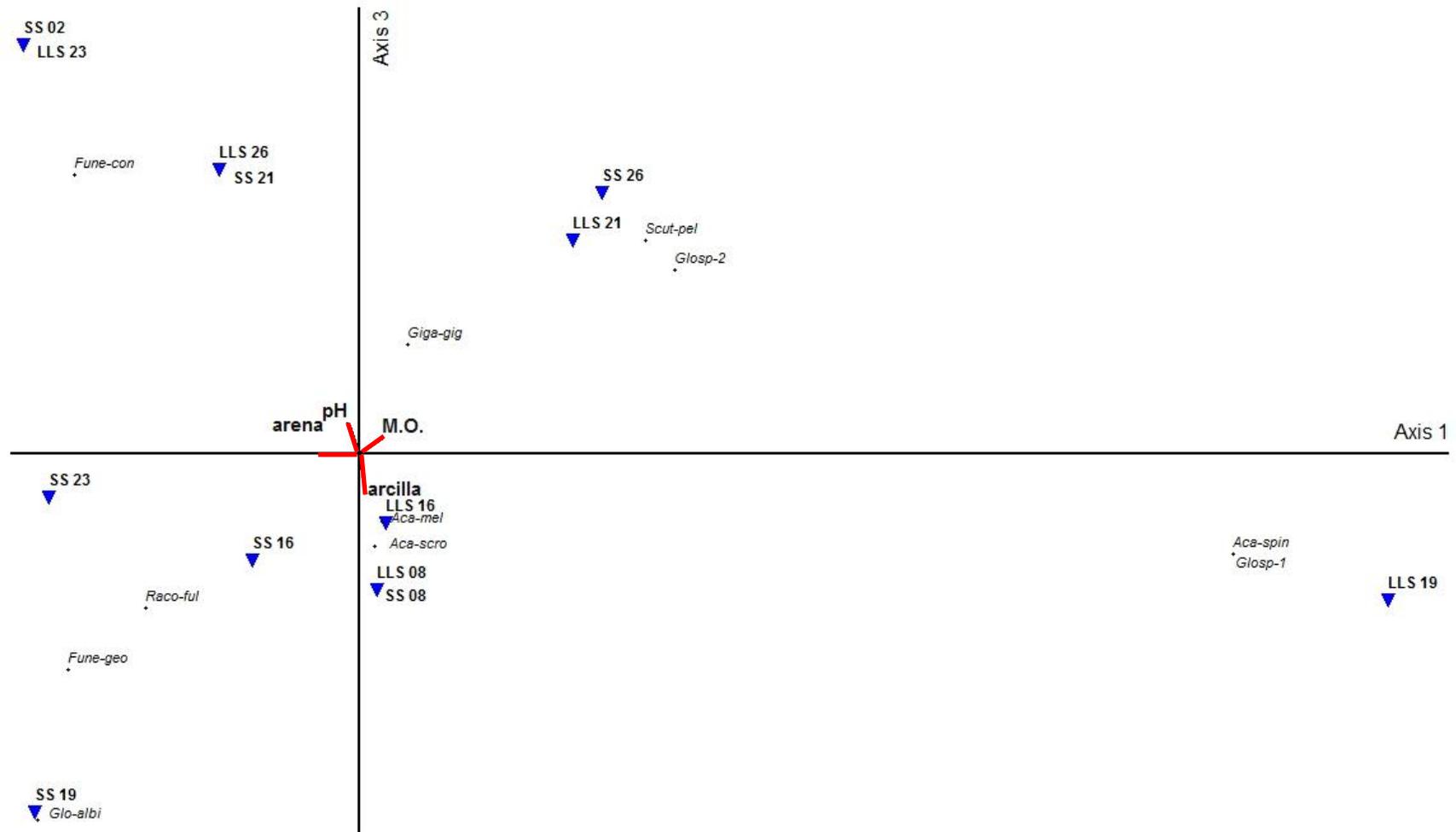


Figura 19. Análisis de Correspondencias Canónicas (Selva, ejes 1 vs 3). Los triángulos invertidos indican puntos de muestreo: “LL” corresponde a “lluvias”, “S” corresponde a “secas” y las abreviaturas en cursivas representan morfoespecies de hongos micorrizógenos arbusculares. El eje 1 explicó 20.3% de la variación y el eje 3 explicó 16.3%.

ACAHUAL-EJE 1 VS 2

ACAHUAL-EJE 1 VS 3

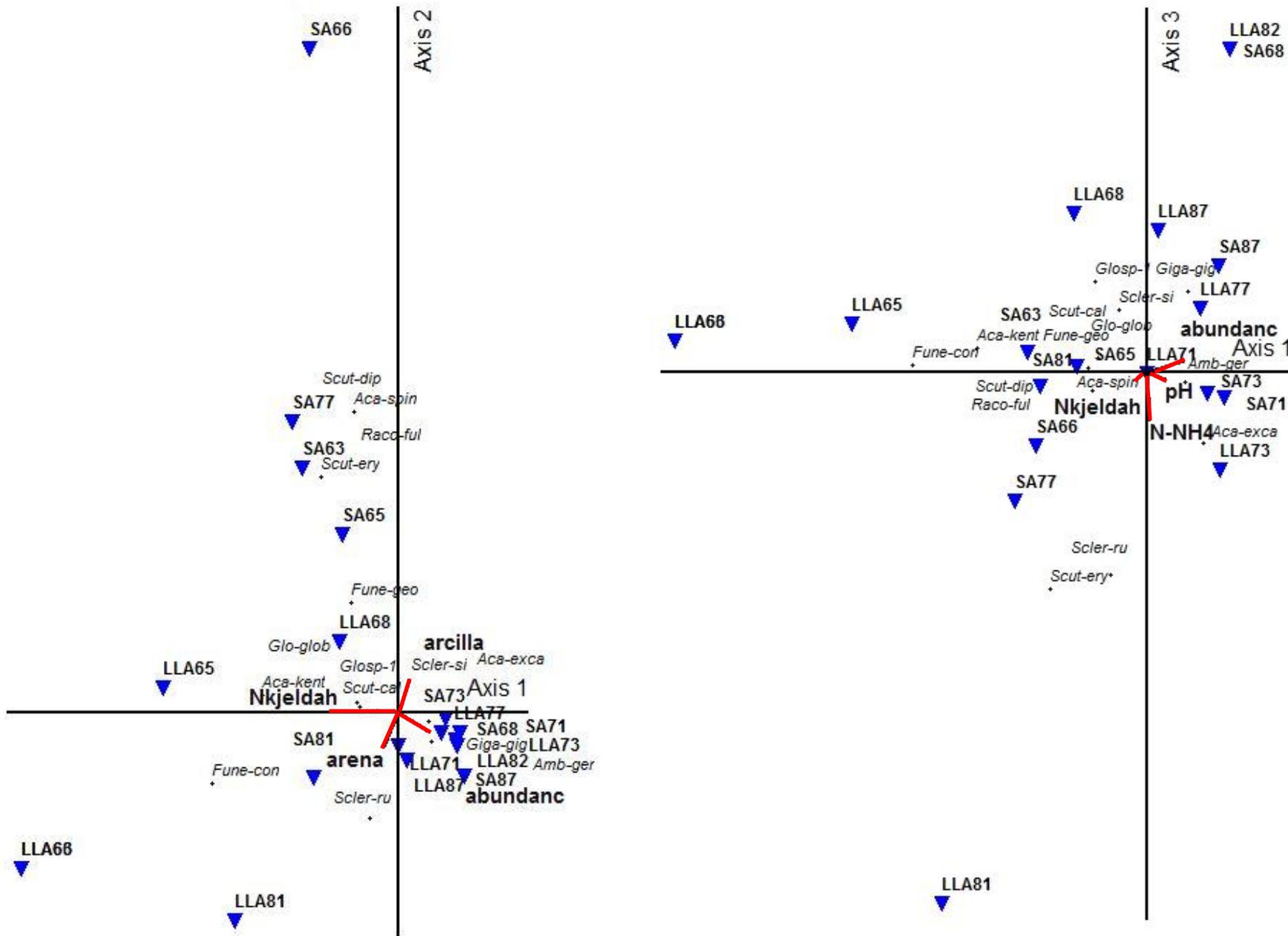
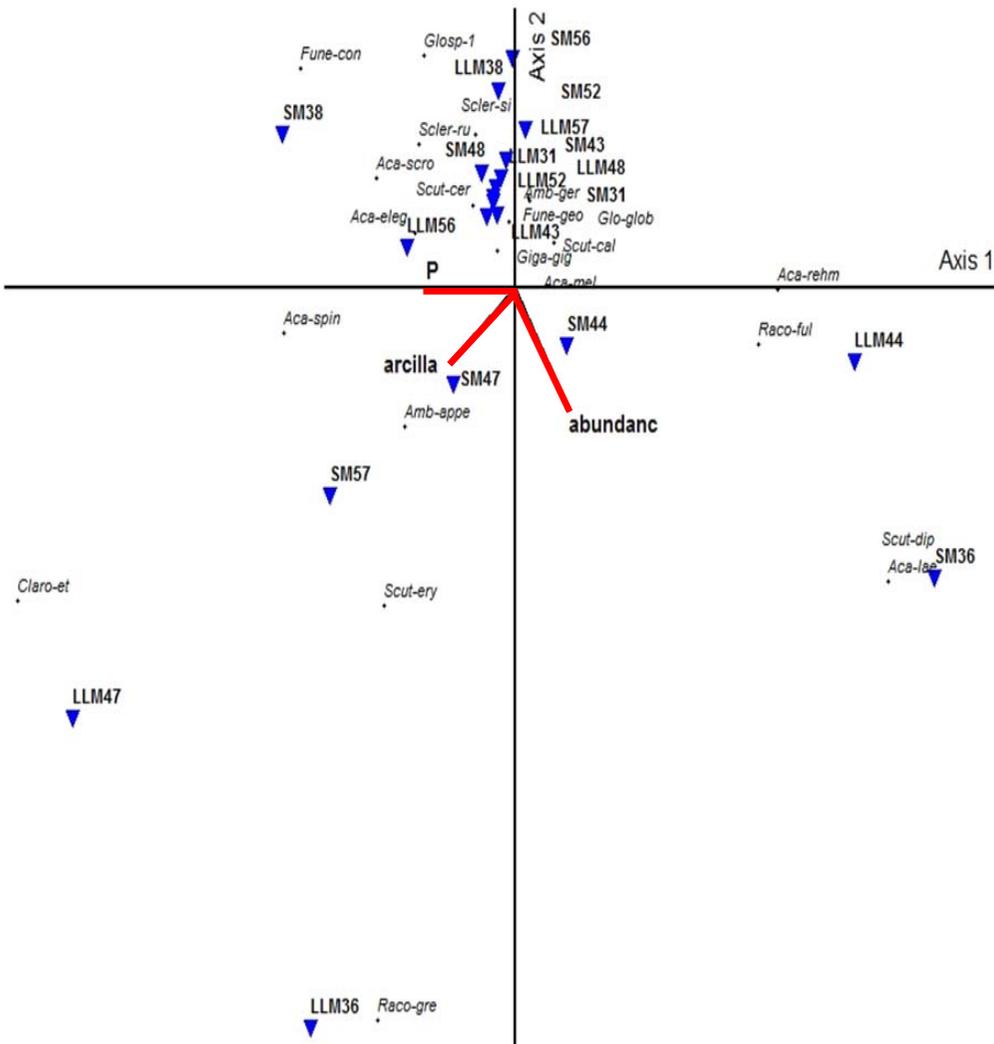


Figura 20. Análisis de Correspondencias Canónicas. Los triángulos invertidos indican puntos de muestreo: “LL” corresponde a “lluvias”, “S” corresponde a “secas” y las abreviaturas en cursivas representan morfoespecies de hongos micorrizógenos arbusculares. El eje 1 explicó 15.4% de la variación, el eje 2 explicó 14.0% y el eje 3 explicó 7.7%.

MATORRAL EJE 1 VS 2



MATORRAL EJE 1 VS 3

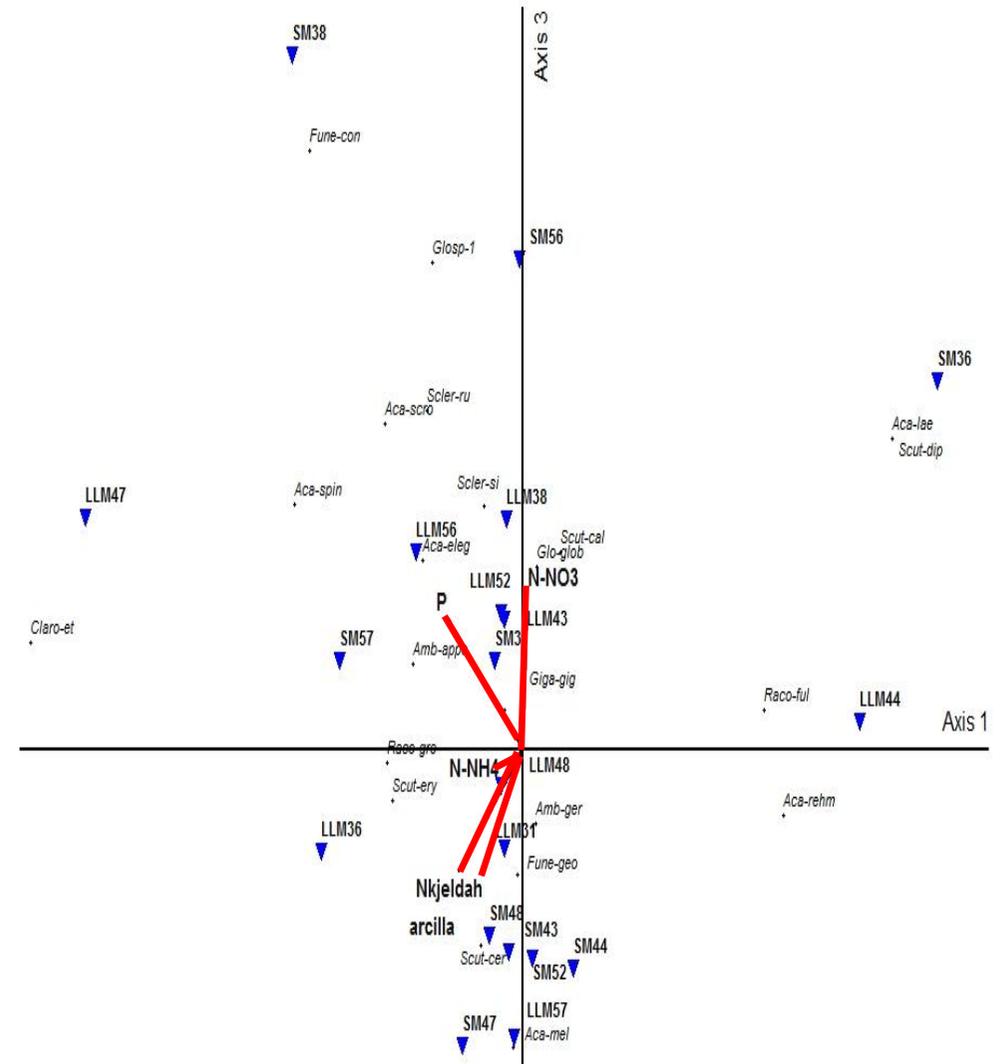


Figura 21. Análisis de Correspondencias Canónicas. Los triángulos invertidos indican puntos de muestreo: “LL” corresponde a “lluvias”, “S” corresponde a “secas” y las abreviaturas en cursivas representan morfoespecies de hongos micorrizógenos arbusculares. El eje 1 explicó 13.7% de la variación, el eje 2 explicó 11.1% y el eje 3 explicó 9.2%.

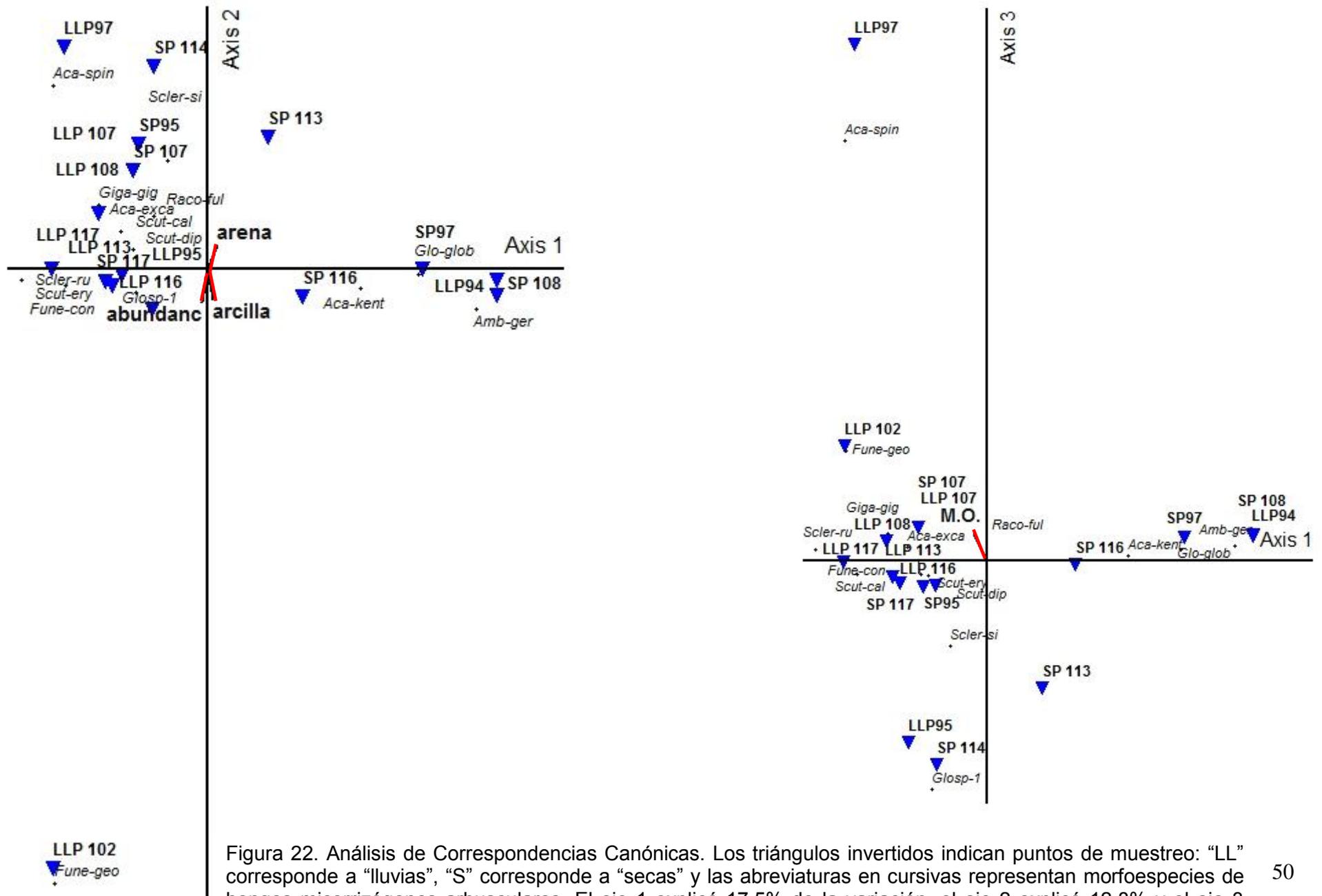


Figura 22. Análisis de Correspondencias Canónicas. Los triángulos invertidos indican puntos de muestreo: “LL” corresponde a “lluvias”, “S” corresponde a “secas” y las abreviaturas en cursivas representan morfoespecies de hongos micorrizógenos arbusculares. El eje 1 explicó 17.5% de la variación, el eje 2 explicó 12.8% y el eje 3 explicó 10.1%.

DISCUSIÓN

Dominancia de los HMA

La riqueza de HMA encontrada en el área de estudio fue de nueve géneros y 30 morfoespecies, y se encontró dentro de los valores reportados en otros estudios de diversidad de HMA realizados en bosques tropicales secos en México y América Latina. De hecho, en algunos casos, el número de morfoespecies reportado en este mosaico forestal del trópico seco de Veracruz, sobrepasa el número de morfoespecies y géneros encontrados en otros ecosistemas tropicales (tanto húmedos como secos) en el mundo, que oscila entre 13 morfoespecies en Costa Rica (Lovelock *et al.* 2003), 27 en China (Zhao *et al.*, 2003), 24 en Panamá (Mangan *et al.*, 2004), y de 16-25 en México (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Guadarrama *et al.*, 2014).

Las curvas de acumulación por sitio y temporada revelaron que el esfuerzo de muestreo fue suficiente para representar la riqueza de esporas de HMA en La Mancha, sin embargo, la comparación con el estimador Jackknife 1, así como la enorme cantidad de morfoespecies únicas reportadas de un solo sitio (14 de 30), indicaron que con un muestreo más extenso este número podría incrementarse.

Una diferencia importante entre el presente trabajo y otros estudios hechos en selvas estacionales es la mayor presencia de las morfoespecies del género *Acaulospora* en vez de las morfoespecies del complejo multiespecífico anteriormente agrupadas en el género *Glomus*. La dominancia de *Glomus* en la mayor parte de los trabajos realizados en selvas estacionales puede explicarse, en parte, por la naturaleza polifilética del grupo (Stürmer y Siqueira, 2011).

En un estudio realizado en la Amazonia brasileña en parcelas con distinto grado de perturbación Stürmer y Siqueira (2011) encontraron que en los bosques prístinos dos especies de *Acaulospora* representaron el 63% de la abundancia relativa. Además, reportaron que las especies de *Glomus* y *Acaulospora* mostraron patrones distintos de riqueza, esporulación y frecuencia asociados a su distribución espacial.

Li *et al.* (2006) estudiaron la diversidad de HMA en cuatro sitios con distinto grado de perturbación en un ecosistema árido y encontraron que las acaulosporas (principalmente *A. scrobiculata*) dominaron la producción de

esporas (47%) en el sitio sin perturbaciones aparentes, mientras que en los sitios más perturbados, la producción de esporas estuvo dominada por especies del género *Glomus* (48%).

En contraste, valores altos de abundancia relativa en *Acaulospora* se han detectado en suelos de Nicaragua y Costa Rica (Picone, 2000; Lovelock *et al.*, 2003) asociados a suelos altamente erosionados, con bajo pH y poca fertilidad.

En el presente trabajo los valores más altos de abundancia relativa para el género *Acaulospora* se encontraron en la selva (*A. scrobiculata* fue la morfoespecie más abundante durante la temporada de lluvias). Este ambiente presentó los niveles más bajos de pH (8 en ambas temporadas). Por otra parte, *Acaulospora* fue el género mejor representado en el matorral, con siete de las 22 morfoespecies descritas, a pesar de que sus abundancias relativas rara vez sobrepasaron 5%. El matorral fue el ambiente donde se encontraron los valores más bajos de materia orgánica, nitrógeno total y nitratos, y el segundo valor más bajo de fósforo después del acahual en la temporada de secas.

Los valores de riqueza y abundancia de esporas de *Acaulospora* en el matorral coincidieron con la descripción que hacen Stürmer y Siqueira (2011) de dicho género; según estos autores, las especies del género *Acaulospora* por lo regular no esporulan prolíficamente, sin embargo, tienen una amplia distribución.

Si bien es cierto que algunos estudios han señalado que las comunidades de HMA en ambientes tropicales son resilientes a las perturbaciones del suelo y la vegetación (Picone, 2000; Stürmer y Siqueira, 2011) y que las comunidades de HMA en el trópico seco podrían ser aún más resistentes a dichos cambios con respecto a las comunidades del trópico húmedo debido a distintas estrategias de propagación (Johnson y Wedin, 1997), existen numerosos estudios que demuestran que aun cuando no se observen cambios significativos en la riqueza o abundancia de esporas, las perturbaciones ambientales tienen un efecto importante en la composición de la comunidad de HMA.

Se sabe que la perturbación del suelo produce una disminución en las esporas grandes, como las de la familia Gigasporaceae (110-200 μm), y un aumento en las esporas, generalmente más pequeñas, de la familia

Glomeraceae (50-100 μm) y del género *Acaulospora* (Allen *et al.*, 2003). En este mismo sentido, es generalmente aceptado que las especies del género *Acaulospora* y *Glomus* parecen ser más tolerantes a las perturbaciones del suelo, mientras que la formación de esporas de gran tamaño de la familia Gigasporaceae toma más tiempo con respecto a las esporas más pequeñas (Boddington y Dodd, 2000). Jansa *et al.* (2002) relacionaron la prevalencia de las especies del género *Glomus* con el cambio de uso de suelo en campos agrícolas, en contraste con comunidades más ricas de HMA y en suelos no cultivados donde predominan especies de los géneros *Gigaspora*, *Scutellospora* y *Acaulospora*. Li y colaboradores (2007) también asociaron a las comunidades de HMA más diversas y en estados de sucesión más avanzados de un ecosistema árido con una mayor presencia de esporas de gran tamaño de los géneros *Gigaspora* y *Scutellospora*. Picone (2000) encontró que el tamaño de las esporas puede verse afectado en respuesta a la conversión de una selva lluviosa a pastizal, ya que todas las 11 especies que encontró en el pastizal pertenecieron a las familias Glomaceae y Acaulosporaceae, caracterizadas por producir esporas de menor tamaño. En contraste, la morfoespecie más abundante en la selva fue *A. foveata*, que produce esporas anormalmente grandes (450-500 μm) para el género *Acaulospora*.

La dominancia del género *Glomus* en ambientes perturbados y en estadios sucesionales tempranos puede deberse a sus elevadas tasas de esporulación (Husband *et al.*, 2002) y a que es un mejor promotor del crecimiento de plántulas con respecto a *Gigaspora*, cuyas especies son colonizadores más lentos que producen un balance negativo de carbono y fósforo en estadios sucesionales tempranos y hospederos jóvenes (Allen *et al.*, 2003). Lo anterior puede deberse a que el género *Gigaspora* produce más micelio extrarradical por lo que tiene una elevada demanda de productos fotosintéticos e incorpora más nutrientes como el fósforo a su propia biomasa micelial de los que transfiere a las plántulas. Sin embargo, resulta ser un simbionte benéfico para plantas maduras y de estados sucesionales tardíos, una vez que la red de micelio se haya establecido (Hart y Reader, 2002).

En el presente trabajo, las esporas de la familia Gigasporaceae dominaron marcadamente tres de los cuatro sitios (selva, matorral y pastizal) en ambos periodos de muestreo. En la selva, dominaron *Gigaspora gigantea* y

Racocetra fulgida; en el matorral, *G. gigantea*, *Ra. fulgida* y *Scutellospora erythropus*; y, en el pastizal, *Sc. erythropus*, *G. gigantea*, *Ra. fulgida* y *Sc. pellucida*. En el caso del acahual, las dos especies dominantes (*Ambispora gendermannii*, *Funneliformis constrictus* en lluvias y *Am. gendermannii* *Funneliformis geosporus* en secas) no pertenecieron a la familia Gigasporaceae, sin embargo, la tercera morfoespecie dominante para ambos muestreos fue *G. gigantea*. De hecho, *G. gigantea*, fue la morfoespecie más frecuente y la segunda más abundante en todo el sistema, además de ser la morfoespecie dominante en el matorral durante la época de lluvias y encontrarse dentro de las primeras tres morfoespecies dominantes en el resto de los sitios.

Tomando en cuenta que la familia Gigasporaceae produce cuatro veces más micelio extrarradical que las familias Glomaceae y Acaulosporaceae (Hart y Reader, 2002), los datos de dominancia de esporas de Gigasporace se pueden corroborar con los datos de micelio extrarradical generados por Cruz (2013) para los mismos sitios de estudio; donde la producción de micelio extrarradical fue mayor en el matorral (al igual que la abundancia, frecuencia y riqueza de las morfoespecies de la familia Gigasporaceae) y menor en el pastizal (precisamente donde Gigasporaceae tuvo su nivel más bajo de dominancia) .

La menor dominancia de esporas de la familia Gigasporaceae en el acahual, podría reflejar la relación reportada anteriormente entre perturbación del suelo y de la vegetación y la disminución de esporas de gran tamaño, ya que se trata del único de los cuatro sitios estudiados con vegetación secundaria; pese a tener 17 años de abandono al momento del muestreo, Aguilar-Fernández y colaboradores (2009) encontraron que las alteraciones en la composición de la comunidad de HMA producidas por los cambios de uso de suelo permanecen aún décadas después del proceso de conversión.

La dominancia y la frecuencia de las morfoespecies de la familia Gigasporaceae podrían indicar que el sistema de la Mancha muestra condiciones ambientales poco perturbadas, que permiten el desarrollo de esporas de mayor tamaño.

Por otra parte, la presencia del género *Glomus* se dio principalmente en la selva y el acahual. En estos sitios predominan plantas leñosas de

crecimiento lento y plántulas que se han encontrado asociadas más frecuentemente con especies anteriormente catalogadas dentro de este género (Lovelock *et al.*, 2003).

Riqueza y abundancia de esporas por tipo de vegetación

La selva fue el sitio con menor abundancia y riqueza de esporas (43 esporas identificadas y 12 morfoespecies), lo que podría explicarse, al menos en parte, por los bajos niveles de micelio extrarradical reportados por Cruz (2013) para el área. Además, en la selva se registraron los valores más elevados de abundancia de plantas leñosas, por lo que la competencia inter- e intra-específica induciría en los hospederos la translocación de una mayor cantidad de productos fotosintéticos hacia la parte aérea de la planta, en detrimento de los recursos destinados a la rizosfera y, por lo tanto, al desarrollo de los HMA y la producción de esporas (Johnson *et al.*, 2003).

Adicionalmente, existen múltiples factores que podrían producir una menor riqueza específica y una baja producción de esporas en las selvas tropicales maduras: estos ambientes son dominados por especies clímax conocidas por exhibir un grado menor de micoheterotrofia en comparación con las plantas demandantes de luz de los estadios sucesionales tempranos (Siqueira *et al.*, 1998); por otro lado, Stürmer y Siqueira (2010) han propuesto que la baja tasa de esporulación en parcelas de bosque prístino de la Amazonia brasileña se deben a que existe un reservorio de especies de HMA latentes donde predomina el crecimiento vegetativo sobre la producción de esporas. Además, la elevada remoción que sufren las esporas de HMA vía descomposición y fungivoría por parte de pequeños artrópodos en las selvas tropicales, puede contribuir a explicar el bajo conteo de esporas en estos sitios (Picone, 2000; Husband *et al.*, 2002).

La diferencia entre la riqueza específica de HMA de la selva y la del acahual, aun cuando ambos sitios tienen concentraciones de nutrientes semejantes, puede deberse a que el acahual es un ambiente de sucesión secundaria, con plantas en distintos estadios fenológicos, lo que propicia la asociación de éstas con un mayor rango de especies de HMA (Siqueira *et al.*, 1998).

El matorral fue el sitio con mayor riqueza de morfoespecies (22 de las 30 reportadas) y el segundo con mayor abundancia de esporas después del acahual. Del mismo modo, tuvo el valor más alto de diversidad según el índice de Shannon-Wiener (3.17). En contraste, fue el sitio con la menor riqueza de plantas leñosas (7). Esto no concuerda con el dogma general en ecología de que la biodiversidad epigea se corresponde con la biodiversidad hipogea (Wardle *et al.*, 2014), ni con los resultados reportados por van der Heijden y colaboradores (1998) y van der Heijden (2002) a partir de estudios realizados en micro y macrocosmos, según los cuales la diversidad de HMA es un factor determinante para promover la diversidad de plantas.

Se sabe que las altas temperaturas y una elevada intensidad lumínica incrementan la producción de esporas en HMA (Cardoso *et al.*, 2003; Koide y Mosse, 2004). Adicionalmente, las esporas son menos susceptibles a la depredación y el parasitismo en condiciones ambientales áridas, en comparación con ambientes más húmedos (Lovelock *et al.*, 2003). Es por ello que se esperaba encontrar los niveles más altos de esporulación en el pastizal, sin embargo, el pastizal tuvo la menor producción de esporas después de la selva. El acahual fue el sitio más importante en términos de esporulación, con más de 50% de las esporas identificadas. Esto coincide con lo reportado por Montaña y colaboradores (2012), según quienes los sitios con niveles medios de perturbación muestran los valores más altos de diversidad y esporulación de HMA.

La elevada producción de esporas en el acahual y el matorral puede indicar que en estos ambientes los HMA están bajo condiciones de estrés; sin embargo, de acuerdo con los resultados descritos por Cruz (2013) en estos dos sitios se encontraron los valores más altos de longitud de micelio extrarradical, lo que indica que su biomasa micelial está lo suficientemente desarrollada como para producir un gran número de esporas (Picone, 2000). A pesar de existir una menor diversidad de plantas leñosas en estos sitios, la mayoría de las especies que se encuentran en ellos son micótrofas, además aquí existe una mayor biomasa de pastos con una alta densidad de raíces, lo que favorece la asociación micorrízica (Corkidi y Rincón 1997).

Influencia de las características del suelo, la estacionalidad y la vegetación sobre los HMA

El porcentaje de materia orgánica (MO) mostró una correlación significativa con la abundancia de esporas durante la temporada de lluvias, además, en el ACC la materia orgánica fue uno de los vectores que explicaron parte de la variación del sistema tanto para la selva como para el pastizal. Los HMA carecen de la capacidad enzimática para degradar la materia orgánica (Parniske, 2008) por lo que la influencia del porcentaje de MO sobre la comunidad de HMA señalada por estos dos análisis debe ser indirecta, es decir, que el porcentaje de MO en el suelo afecta otras variables edáficas que a su vez inciden en la abundancia de esporas; por ejemplo, se sabe que la MO puede retener los nutrientes formando complejos órgano-minerales (Bot y Benites, 2005), además de ser un componente crítico del suelo, ya que provee un sustrato orgánico para la liberación gradual de dichos nutrientes y juega un papel fundamental en el mantenimiento de la estructura del suelo, la capacidad de retención del agua y la disminución de la erosión (Matson *et al.*, 1997).

A diferencia de lo reportado por otros autores (Brundrett, 1991; Moreira-Souza *et al.*, 2003; Furrázola *et al.*, 2015) la estacionalidad del sistema no afectó significativamente la riqueza ni la abundancia de esporas, pero influyó en la identidad de las morfoespecies encontradas.

Los resultados correspondientes al ANDeVA, al análisis de correlación y al ACC mostraron que las diferencias encontradas en la riqueza y abundancia de esporas de HMA entre sitios y temporadas estuvieron más determinadas por el funcionamiento del sitio en su conjunto que por algún componente específico del sistema como la vegetación o las propiedades del suelo. Coincidieron con lo descrito por Li *et al.* (2007) sobre la comunidad de esporas de un ecosistema árido al suroeste de China, donde estos investigadores demostraron que si bien existía cierto grado de especificidad entre los HMA y sus plantas hospederas, los análisis de similitud realizados a comunidades de HMA de diferentes hábitats indicaron que están más fuertemente influenciadas por el hábitat en que se encuentran. En esta misma línea, Mangan *et al.* (2004) encontraron una mayor convergencia entre las comunidades de HMA insulares entre sí que con las comunidades continentales, sin importar su localización geográfica o el tamaño de los fragmentos estudiados. Finalmente, el modelo estequiométrico

de recursos (Johnson, 2010), el cual integra diversos modelos ecológicos y evolutivos de la estructura y función micorrízica al concebir a las plantas hospederas y a los hongos micorrízicos como si fuesen unidades moleculares para examinar sus interacciones ecológicas en el contexto de la ley de las proporciones definidas, propone que los ecotipos (genotipos adaptados a variables ambientales locales) de HMA aislados geográficamente pueden ser una unidad taxonómica de estudio más significativa que la de especie, y que existe una influencia recíproca entre dichos ecotipos y la comunidad vegetal, incluso a escalas muy pequeñas. De hecho, Antunes y colaboradores (2010) demostraron que la asociación de dos especies de pastos con diferentes ecotipos de seis especies de HMA diferenciados con base en su origen climático contrastante, produjo cambios significativos en la tasa de crecimiento vegetal. Todo lo anterior sugiere que la relación entre la comunidad vegetal y la de HMA en la Mancha puede estar determinada más por las adaptaciones locales de los HMA a condiciones térmicas y edáficas heterogéneas.

Además, el hecho de que al considerar los cuatro tipos de vegetación de forma conjunta para el ACC no se obtuviera ningún vector general que determinase el agrupamiento de las especies y puntos de muestreo podría deberse a una elevada heterogeneidad del sistema; ya que, según dicho análisis, las variables estudiadas explican un porcentaje lo suficientemente robusto de la variación como para afirmar que ésta no es aleatoria. Por otra parte, cuando se aplicó el ACC para cada uno de los cuatro sitios por separado, se encontraron diversos vectores que determinaron el agrupamiento de las especies de HMA y los puntos de muestreo. Resulta interesante que a diferencia de lo que se reporta en la literatura, haya sido la abundancia de especies vegetales, y no la riqueza uno de los vectores principales en el agrupamiento del matorral, el acahual y pastizal. Lo anterior podría deberse a los criterios con los cuales se llevó a cabo el censo de la vegetación en el área, ya que únicamente se midieron plantas leñosas con un diámetro a la altura del pecho mayor o igual a 5 cm. Esto podría indicar la influencia de ciertas características más puntuales de la ecología de las plantas hospederas tales como la fenología (Siqueira *et al.*, 1998) y la forma de vida de las plantas (Lovelock *et al.*, 2003) en la estructura de la comunidad de HMA.

El análisis de similitud mostró que no es posible encontrar patrones claros entre sitios o entre temporadas reforzando la hipótesis de que el sistema de la Mancha es un mosaico ambiental altamente heterogéneo. La elevada similitud entre la selva y el pastizal durante la temporada de lluvias puede deberse a la presencia de parches de vegetación selvática sobre dunas alrededor del pastizal, lo que podría propiciar el arrastre de esporas hacia el pastizal por acción de la lluvia.

A pesar de que sólo se realizaron dos muestreos (uno por cada temporada), la importancia de la estacionalidad se reflejó en un importante recambio de las morfoespecies de HMA, ya que 11 sólo se encontraron durante la temporada de lluvias, mientras que cinco sólo estuvieron presentes en la temporada de secas. Lo anterior coincide con lo encontrado por Husband y colaboradores (2002) en un estudio de la variación temporal de HMA a lo largo de tres años en un bosque tropical de Panamá, donde se observó una marcada tendencia de las especies dominantes de HMA a ser reemplazadas por una especie registrada como rara el año anterior. En el presente trabajo, el caso más notable fue el de la selva, donde la especie dominante durante el periodo de secas (*Ra. fulgida*) ni siquiera aparece registrada en lluvias. Esto puede deberse a los cambios en la fenología de las plantas determinados por el régimen estacional de lluvias, ya que, de acuerdo con el artículo anteriormente citado, la diversidad de HMA cambia conforme aumenta la edad de las plántulas.

CONCLUSIONES

La diversidad y composición de la comunidad de HMA en cuatro tipos de vegetación de un fragmento del trópico seco de Veracruz parecen no estar relacionadas directamente con algún componente específico del ambiente, como la riqueza vegetal o las propiedades del suelo, por lo que es el efecto de las interacciones de los distintos componentes del sistema en su conjunto los que explican la estructura de la comunidad de HMA. Por otra parte, la comunidad de HMA puede estar respondiendo a aspectos ecológicos más puntuales de la comunidad vegetal tales como la fenología y la forma de vida de las plantas hospedadas.

A diferencia de lo encontrado en estudios realizados en microcosmos, donde la diversidad de HMA se correlaciona positivamente con la diversidad vegetal, en el presente estudio la correlación entre dichas variables fue negativa, lo que sugiere una relación más compleja entre ambas comunidades en ambientes naturales.

Si bien el número de especies reportadas concuerda con lo descrito en otros sitios con régimen estacional, y, en ocasiones, es mayor a la encontrada en otros ambientes tropicales, la elevada presencia de especies poco representadas podría indicar la necesidad de efectuar muestreos más intensos, sobre todo considerando que la estacionalidad del sistema no se refleja en cambios en la riqueza o abundancia de las especies, pero tiene un marcado efecto en la identidad de las mismas.

El matorral resultó ser el ambiente más complejo en términos de riqueza y diversidad de HMA, siendo el nitrógeno y el fósforo los principales vectores de agrupamiento.

La dominancia de morfoespecies que producen esporas de gran tamaño en los cuatro sitios estudiados (especialmente en los tres sitios con vegetación natural) en comparación con las morfoespecies asociadas anteriormente al género *Glomus* indica que el sistema no presenta altos niveles de perturbación antrópica, ni siquiera en el acahual, que fue el sitio con mayor grado de alteración.

La estacionalidad no afectó significativamente la riqueza o abundancia de esporas, sin embargo influyó en el recambio de morfoespecies reportadas.

El análisis de correlación, el ACC y el análisis de similitud indican que el sistema de la Mancha es ambiente altamente heterogéneo en lo que respecta a sus características edáficas, de la vegetación y de la composición de la comunidad de HMA.

LITERATURA CITADA

- Aguilar-Fernández, M., Jaramillo, V.J., Varela-Fregoso, L. y Gavito, M.E. 2009. Short-term consequences of slash-and-burn practices on the arbuscular mycorrhizal fungi of a tropical dry forest. *Mycorrhiza* 19:179-186.
- Antunes, P.M., Koch, A.M., Morton, J.B., Rilling, M.C. y Klironomos, J.N. Evidence for functional divergence in arbuscular mycorrhizal fungi from contrasting climatic origins. *New Phytologist* 189: 507-514.
- Allen, E.B., Allen, M.F., Egerton-Warburton, L., Corkidi, L., y Gómez-Pompa, A. 2003. Impacts of early- and late-seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, Mexico. *Ecological Applications*, 13 (6) 1701-1717.
- Allen, H.E., Mejía, L.C., Kylo, D.A., Rojas, E., Maynard, Z., Butler, A. y van Bael, A. 2007. Ecological implications of anti-pathogen effects of tropical fungal endophytes and mycorrhizae. *Ecology* 88: 550-558.
- Allen, M. 1987. Re-establishment of mycorrhizas on Mount St Helens: Migration. *The British Mycological Society* 88: 413-417.
- Barrera, B.N. 1992. El impacto ecológico y socioeconómico de la ganadería bovina en Veracruz. En: E. Boege y H. Rodríguez (Ed.). *Desarrollo y medio ambiente en Veracruz*. CIESAS-GOLFO, Instituto de Ecología, A.C., Friedrich Ebert Stiftung. México. 79-114 pp.
- Bever, J.D. 2002. Host-specificity of AM fungal population growth rates can generate feedback on plant growth. *Plant and Soil* 244: 281-290.
- Boddington, C.L. y Dodd, J.C. 2000. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. I. Field studies in an Indonesian ultisol. *Plant Soil* 218: 137-144.
- Bot, A. y Benites, J. 2005. The importance of soil organic matter (Key to drought-resistant soil and sustained food production). *FAO soils bulletin*, Roma, Italia, pp. 78.
- Brundrett, M. 1991. Mycorrhizas in Natural Ecosystems. *Advances in ecological research* (21): 171-313.

- Brundrett, M. N., Bougher, B., Dell, T., Grove, T. y Malajczuk, N. 1996. Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. ACIAR, Canberra, Australia, 347 pp.
- Carpenter, F.L., Mayorga, S.P., Quintero, E.G. y Schroeder, M. 2001. Land use and erosion of a Costa Rican Ultisol affect soil chemistry, mycorrhizal fungi and early regeneration. *Forest Ecology and Management* 144(1-3): 1-17.
- Cardoso, I.M., Boddington, C., Janssen, B.H., Oenema, O. y Kuyper, T.W. 2003. Distribution of mycorrhizal fungal spores in soils under agroforestry and monocultural coffee systems in Brazil. *Agroforestry Systems* 58: 33-43.
- Castillo-Campos G. y Medina-Abreo M.E. 2002. Árboles y arbustos de la Reserva Natural de La Mancha, Veracruz. INECOL, Xalapa, Veracruz, México, 143 pp.
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F. y Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Science* B: 362: 273–289.
- Colwell, R. K. 2019. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 9-0. User's Guide and application. En: <http://purl.oclc.org/estimates>
- Condit, R. 1997. *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg and R.G. Landes Company Georgetown, TX, E.U.A.
- Corkidi, L. y Rincón, E. 1997. Arbuscular mycorrhizae in a tropical sand dune ecosystem in the Gul of Mexico. *Mycorrhiza* 7: 17-23.
- Cruz, C. 2013. Cuantificación de la colonización intrarradical y extrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares en un mosaico heterogéneo en el trópico seco de Veracruz. Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis Maestría, México, 95 pp.

- Daniell, T.J., Husband, R., Fitter, A.H. y Young, J. P. W. 2001. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing arable crops. *Microbiology Ecology FEMS* 36:203-209.
- da Silva, D.K.A., Gomes, S.R., de Alencar, V.B.A., da Silva, G.A., Oehl, F. y Costa, M.L. 2015. Communities of arbuscular mycorrhizal fungi on a vegetation gradient in tropical coastal dunes. *Applied Soil Ecology* 96:7-17.
- da Silva, D.K.A., Paiva, C.F., Costar, E.I.E., Gomes, S.R., Oehl, F., da Silva, G. A., Tibúrico, C.U.M. y Costa, M. L. 2015. The community of arbuscular mycorrhizal fungi in natural and revegetated coastal areas (Atlantic Forest) in northeastern Brazil. *Biodiversity and Conservation* 24(9): 2213-2226.
- Davison, J., Öpik, M., Daniell, T.J., Moora, M. y Zobel, M. 2011. Arbuscular mycorrhizal fungal communities in plant roots are not random assemblages. *FEMS Microbiology Ecology* 78: 103-115.
- Duck, J.M., Young, J.P.W., Vandenkoornhuysen, P., Husband, R., Daniell, T.J., Watson, I.J. y Fitter, A.H. 2002. Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem. *Molecular Ecology* 11: 1555-1564.
- Dumbrell, A.J., Nelson, M., Helgason, T., Dytham, C. y Fitter, A.H. 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: 419–428.
- 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* 63-71.
- Finlay, R.D. 2008. Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis of the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of Experimental Botany* 59: 1115-1126.
- Fisher, L. 1995. Global solutions, local realities: the Tropical Forestry Action Plan. *Management of Tropical Forest* 307-318 pp.
- Furrazola, E., Covacevich, F., Torres-Arias, Y., Rodríguez-Rodríguez, R., Ley-Rivas, J.F., Izquierdo, K., Fernández-Valle, R. y Barbara, R. L. 2015. Functionality of arbuscular mycorrhizal fungi in three plant communities

- in the Managed Floristic Reserve San Ubaldo-Sabanalamar, Cuba. *Revista de Biología Tropical* 63(2):341-356.
- Gallardo-Cruz, J. A., Meave, J. y Pérez-García, E. 2005. Estructura, Composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76:19-35.
- Gavito, M.E., Pérez-Castillo, D., González-Monterrubio, C.F., Vieyra-Hernández, T. y Martínez-Trujillo, M. 2008. High compatibility between arbuscular mycorrhizal fungal communities and seedlings of different land use types in a tropical dry forest. *Mycorrhiza* 19:47-60.
- Gibson, D.J. y Hetrick, B.A.D. 1988. Topographic and fire effects on the composition and abundance of VA-mycorrhizal fungi in tallgrass prairie. *Mycologia* 80: 433–441.
- Gollotte, A., van Tuinen, D., y Atkinson, D. 2004. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising roots of the grass species *Agrostis capillaris* and *Lolium perenne* in a field experiment. *Mycorrhiza* 2 (14): 111-117.
- Grime, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester, Reino Unido.
- Guadarrama, P. y Álvarez-Sánchez, F.J. 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, México. *Mycorrhiza* 8: 267-270.
- Guadarrama, P., Castillo, S., Ramos-Zapata, J.A., Hernández-Cuevas, L.V. y Camargo-Ricalde, S.L. 2014. Arbuscular mycorrhizal fungal communities in changing environments: The effects of seasonality and anthropogenic disturbance in a seasonal dry forest. *Pedobiología-Journal of Soil Ecology* (57) 87-95.
- Guzmán, G., S. y Castillo-Campos, G. 1989. Uso del suelo en Veracruz. *Extensión*. Universidad Veracruzana 32: 31-35.
- Hart, M. M., y Reader, R.J. 2002. Taxonomic basis for variation in the colonization strategy of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 153:335–344.
- Hernández, L., Castillo, S., Guadarrama, P., Martínez, Y., Romero, M.A. y Sánchez, I. 2003. Hongos micorrizógenos arbusculares del Pedregal de San Ángel. *Las prensas de la Facultad de Ciencias*. UNAM. México.

- Hoffmann, D., Vierheilig, H., Peneder, S. y Schausberger, P. 2011. Mycorrhiza modulates aboveground tri-trophic interactions to the fitness benefit of its host plant. *Ecological Entomology* 36: 574-581.
- Husband, R., E. A., Herre, E. A., S. L., Turner, S. L., Gallery, R. y Young, J. P. W. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and patterns of host association over time and space in a tropical forest. *Molecular Ecology* 11 (12): 2669–2678.
- Jansa, J., Mozafar, A., Anken, T., Ruth, R., Sanders, I.R. y Frossard, E. 2002. Diversity and structure of AMF communities as affected by tillage in a temperate soil. *Mycorrhiza* 12: 225-234.
- Johnson, N.C. 1993. Can fertilization of soil select less mutualistic mycorrhizae? *Ecological Applications* 3 (4): 749-757.
- Johnson, N.C. 2010. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist* 185: 631–647.
- Johnson, N. C., Rowland, D.L., Corkidi, L., Egerton-Warburton, L.M. y Allen E.B. 2003. Nitrogen enrichment alters mycorrhizal allocation at five mesic to semiarid grasslands. *Ecology* 84(7):1895–1908.
- Johnson, N.C., Tilman, D. y Wedin, D. 1992. Plant and soil controls on mycorrhizal fungal communities. *Ecology* 73: 2034–2042.
- Johnson, N.C., Zak, D.R., Tilman, D. y Pfleger, F.L. 1991. Dynamics of vesicular–arbuscular mycorrhizae during old field succession. *Oecologia* 86: 349–358.
- Koske, R.E. 1987. Distribution of VA mycorrhizal fungi along a latitudinal temperature gradient. *Mycologia* 79: 55–68.
- Koide, R. T. y Dickie, I. A. 2002. Effects of mycorrhizal fungi on plant populations. *Plant and Soil* 244: 307-317.
- Koide, R.T. y Mosse, B. 2004. A history of research on arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza* 14:145-163.
- Lankhanpal, T. 2000. Ectomycorrhiza-an overview. En: Mukerji. Mycorrhizal Biology. Kluwer Academic/ Plenum Publisher. E.U.A.
- Li, L.F., Li, T., y Zhao, Z.W. 2007. Differences of arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community between a cultivated land, an old field, and a

- never-cultivated field in a hot and arid ecosystem of southwest China. *Mycorrhiza* 17: 655-665.
- Li, L.F., Li, T., Zhang, Y. y Zhao, Z.W. 2009. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and their distribution patterns related to host-plants and habitats in a hot and arid ecosystem, southwest China. *Microbiology Ecology FEMS* 71: 418-427.
- Lopes, P., Stürmer, S.L. y Siqueira, J.O. 2009. Occurrence and Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in trap cultures from soils under different land use systems in the Amazon, Brazil. *Brazilian Journal of Microbiology* ISSN 40(1): 111–121.
- Lovelock, C.E., Andersen, K. y Morton, J.B. 2003. Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment. *Oecologia* 135:268-279.
- Mangan, S.A., Eom, A.H., Adler, G. H., Yavitt, J.B. y Herre, E.A. 2004. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi across a fragment forest in Panama: insular spore communities differ from mainland communities. *Oecologia* 141: 687-700.
- Matson, P.A., Parton, W. J., Power, A. G. y Swift, M. J. 1997. Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science* 227: 504-509.
- McGraw, A.C. y Hendrix, J.W. 1984. Host and soil fumigation effects on spore population densities of Endogonaceous mycorrhizal fungi. *Mycologia* 76 122–131.
- McCune, B. y Mefford, M. J. 2006. PC-ORD: multivariate analysis of ecological data. Version 5.10. Gleneden Beach, Oregon: MJM Software.
- Miranda, F. y Hernández, E. X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Montaño, N.M., Alarcón, A., Camargo-Ricalde, S.L., Hernández-Cuevas, L.V., Álvarez-Sánchez, J., González-Chávez, M.C.A., Gavito, M. E., Sánchez-Gallen, I., Ramos-Zapata, J., Guadarrama, P., Maldonado-Mendoza, I.E., 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(3) 111-123.

- Moreira-Souza, M., Trufem, S.F., Gomes-Da-Costa, S.M., Cardoso, E.J., 2003. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. *Mycorrhizal* 13: 211–215.
- Moreno-Casasola, P. 2006. Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México, 573 pp.
- Núñez, O. 2006. Efecto de borde en una selva húmeda tropical: implicaciones en las comunidades de hongos micorrizógenos arbusculares. Tesis de maestría en Ciencias (Biología ambiental). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 75 pp.
- Öpik, M., Moora, M., Liira, J. y Zoobel, M. 2006. Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology* 94: 778-790.
- Parniske, M. 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiology* 6: 763-775.
- Pérez-Moreno, J. 2008. Ecofisiología y biotecnología de la ectomicorriza. En: Álvarez-Sánchez, J. y Monroy-Ata, A. 2008. *Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus aplicaciones en la restauración*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, 161-186 pp.
- Picone, C. 2000. Diversity and Abundance of Arbuscular-Mycorrhizal Fungus Spores in Tropical Forest and Pasture. *Biotropica* 32(4a) 734-750.
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Alvarez-Anorve, M., Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espirito-Santo, M.M., Fagundes, M., Fernandes, G.W., Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Morellato, L.P.C. y Powers, J. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 6: 1014-1024.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, 432pp.
- Rzedowski, J. 1991a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3 – 21.
- Rzedowski, J. 1991b. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15: 47–64.
- Sánchez-Gallén, 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 en Ciencias

Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Sanders, I.R. 2003. Preference, specificity and cheating in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *TRENDS in Plant Science* 8: 143-145.
- Schenck, N.C. y Pérez, Y. 1990. *Manual for the identification of VA mycorrhizal fungi*. Synergistic Publication, Gainesville, Florida, EE. UU.
- Schüßler, A. y Walker, C. 2010. The *Glomeromycota*. A species list with new families and new genera. Gloucester, UK. 56 p.
- Smith, S. E. y Read, D. J. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. Third Edition. Academic Press. EE. UU. 787 pp.
- Strettwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. y Sanders, I.R. 1997. Clonal growth traits of two *Prunella* species are determined by co-occurring arbuscular mycorrhizal fungi from a calcareous grassland. *Journal of Ecology* 85: 181-191.
- 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: 255-267.
- Trejo, R. I., y Dirzo, R. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11: 2063-2048.
- van der Heijden, M.G.A. 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi as a determinant of plant diversity: in search of underlying mechanisms and general principles. *Ecological Studies* (157): 243-265.
- van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. y Sanders, I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- Varela, L., Trejo, D., Álvarez-Sánchez, F.J., Barois, I., Amora-Lazcano, E., Guadarrama, P., Lara, L., Olivera, D., Sánchez-Gallén, I., Sangabriel, W. y Zulueta, R. 2009. Land use and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Mexican tropical ecosystems: preliminary results. En: Barois, I., Huising, E.J., Okoth, P., Trejo, D. y de los Santos, M. (Editores.). *Below-Ground, Biodiversity in Sierra Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico*. Instituto de Ecología, A.C. pp. 99-112.

- Vieira, D. L. M. y Scariot, A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11-20.
- Vogelsang, K.M., Reynolds, H.L. y Bever, J.D. 2006. Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system. *New Phytologist* 172: 554–562.
- Wardle, D. A., Bardgett, R. D., Klironomos, J. N. , Setälä, H. , van der Putten, W.H. y Wall, D. H. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304: 1629-1633.
- Zhao, Z.W., Wang, G.H. y Yang, L. 2003. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a tropical rainforest of Xishuangbanna, southwest China. *Fungal Diversity* 13: 233-242.

ANEXOS

Anexo 1. Separación de esporas. Método modificado de Brundrett *et al.* (1996).

1. Secar el suelo a temperatura ambiente, durante un lapso de una a dos semanas, desmenuzándolo para que no queden trozos de suelo muy grandes y eliminando la mayor parte de las rocas, ramas y hojarasca.
2. Pesar 100 g del suelo seco.
3. En un bote de boca ancha de 1 litro, se colocan los 100 g de suelo y se le adicionan aproximadamente 750 ml de agua de la llave. Se deja reposar por 5 min, permitiendo que todo el suelo se humedezca.
4. El suelo remojado se amasa a mano por 5 min, deshaciendo cualquier grumo de suelo.
5. El suelo, ya completamente disuelto en el agua, se pasa por un par de tamices (0.5 cm y 44 micras de apertura), teniendo mucho cuidado en recabar todo el suelo que queda en el tamiz de menor apertura.
6. El suelo se reparte homogéneamente en tubos de centrífuga de 50 ml de capacidad, y se le adiciona agua, llenando cada tubo hasta 35 ml.
7. Los tubos, con el suelo y el agua, son colocados en una centrífuga, siempre teniendo la precaución de balancearlos correctamente y se centrifugan a 3500 r.p.m. (revoluciones por minuto) durante 4.5 min.
8. Cuando acaba el centrifugado, se retiran los tubos y se elimina el sobrenadante, quedándose con la pastilla de suelo.
9. Se resuspende la pastilla de suelo en sacarosa (o azúcar refinada) al 40%, la cual se debe adicionar lentamente hasta llegar a la marca de 45 ml, revolviendo el suelo y mezclándolo bien con la sacarosa. Se vuelven a introducir en la centrífuga y se ponen a 3500 r.p.m. durante 1.5 min.
10. Transcurrido el tiempo, los tubos son retirados y se colecta el sobrenadante de cada uno, colocándolo en un tamiz pequeño con una apertura de malla de 44 micras. El material colectado se debe lavar varias veces con agua de la llave, para posteriormente trasladarlo a una caja de Petri de 5 cm de diámetro,

de donde se colectarán, posteriormente, las esporas con ayuda de agujas entomológicas y pipetas Pasteur.

11. Una vez separadas las esporas por sus características físicas (color y tamaño), se montan sobre portaobjetos fijadas con pegamento PVLG y colorante Meltzer (con la finalidad de teñir las distintas paredes de las esporas), para su posterior identificación.

Anexo 2. Resultados del análisis de las muestras del suelo realizado por el Laboratorio de Fertilidad de Suelos y Química Ambiental del Colegio de Posgraduados.

Unidad de muestreo	Clave de lab.	pH 1:2 * H ₂ O	CE 1:5 H ₂ O mmhos/cm dS m ⁻¹	M.O. (%) Walkley - Black	Nkjeldahl (%)	P Olsen ppm	K		CIC	N-NO ₃	N-NH ₄	Textura Boyoucos			Clasificación Textural
							NH ₄ OAc 1 N pH 7		KCl 2 N		arena ←	limo (%)	arcilla →		
							meq/100g		ppm						
							(cmoles+Kg ⁻¹)								
AS-65	5718	8.5	0.26	1.6	0.12	1	0.5	9.0	24	10	84	8	8	Arena francosa	
AS-71	5719	8.2	0.23	2.2	0.12	1	0.4	10.2	21	11	86	6	8	Arena francosa	
AS-77	5720	8.0	0.28	4.5	0.24	1	0.6	17.9	36	16	79	9	12	Arena francosa	
AS-87	5721	8.0	0.18	2.3	0.16	2	0.4	8.5	27	11	86	6	8	Arena francosa	
AS-81	5722	7.9	0.28	6.2	0.20	6	0.4	13.1	47	15	86	8	6	Arena francosa	
AS-73	5723	8.2	0.23	2.7	0.13	1	0.5	8.6	25	9	86	6	8	Arena francosa	
AS-63	5724	8.0	0.27	5.1	0.16	t	0.5	11.1	20	12	84	6	10	Arena francosa	
AS-68	5725	8.0	0.27	3.8	0.13	2	0.6	10.5	33	11	84	6	10	Arena francosa	
AS-66	5726	8.1	0.27	3.6	0.14	4	0.5	9.7	27	9	82	7	11	Arena francosa	
AS-82	5727	8.2	0.24	1.7	0.08	3	0.5	10.9	45	15	84	6	10	Arena francosa	
MS-47	5728	8.3	0.23	1.5	0.07	3	0.4	8.7	15	12	88	4	8	Arena francosa	
MS-43	5729	8.4	0.24	1.4	0.05	3	0.2	4.5	7	26	80	14	6	Arena francosa	

MS-48	5730	8.7	0.14	0.2	0.09	2	0.1	3.3	12	17	83	13	4	Arena francosa
MS-52	5731	8.6	0.16	0.9	0.04	t	0.2	3.7	13	15	94	2	4	Arena
MS-31	5732	8.4	0.19	1.3	0.04	3	0.2	4.8	20	17	94	2	4	Arena
MS-36	5733	8.2	0.17	1.5	0.03	1	0.2	3.2	16	17	94	3	3	Arena
MS-56	5734	8.5	0.17	0.8	0.05	4	0.2	3.2	17	22	95	3	2	Arena
MS-38	5735	8.5	0.22	2.0	0.03	9	0.3	4.3	19	24	94	2	4	Arena
MS-44	5736	8.6	0.14	1.0	0.10	t	0.2	3.2	7	12	92	5	3	Arena
MS-57	5737	8.6	0.14	0.5	0.02	7	0.2	2.8	19	10	92	4	4	Arena
SS-19	5738	8.0	0.26	3.0	0.19	1	0.3	17.8	22	15	78	9	13	Fco. Arenoso
SS-26	5739	8.0	0.28	5.8	0.20	1	0.5	19.5	20	16	78	10	12	Fco. Arenoso
SS-08	5740	7.8	0.05	5.6	0.25	6	0.6	22.5	31	13	78	10	12	Fco. Arenoso
SS-13	5741	8.3	0.17	1.1	0.04	7	0.2	3.7	21	9	92	4	4	Arena
SS-02	5742	8.2	0.23	2.0	0.07	1	0.3	5.2	20	7	92	4	4	Arena
SS-16	5743	8.0	0.25	3.0	0.14	1	0.3	5.0	13	7	82	8	10	Arena francosa
SS-22	5744	8.2	0.24	4.8	0.08	2	0.4	6.0	28	12	91	4	5	Arena
SS-07	5745	7.4	0.27	5.8	0.25	t	0.5	19.1	35	12	78	11	11	Fco. Arenoso
SS-23	5746	8.1	0.22	2.4	0.08	7	0.3	8.3	30	12	90	4	6	Arena
SS-21	5747	8.0	0.24	1.8	0.10	12	0.3	7.3	45	34	90	3	7	Arena
PS-116	5748	8.6	0.11	0.4	0.02	11	0.2	5.0	17	12	96	1	3	Arena
PS-94	5749	8.3	0.14	1.7	0.04	13	0.3	4.3	39	19	96	1	3	Arena
PS-114	5750	8.6	0.11	**	0.01	10	0.1	2.9	14	10	97	1	2	Arena
PS-113	5751	8.2	0.16	1.1	0.06	15	0.1	3.7	24	21	96	2	2	Arena
PS-117	5752	8.6	0.17	0.6	0.02	7	0.1	2.2	15	13	97	1	2	Arena
PS-102	5753	8.1	0.17	1.2	0.07	2	0.2	4.2	27	15	97	1	2	Arena
PS-108	5754	8.8	0.13	0.6	0.01	t	0.1	4.8	9	10	97	1	2	Arena
PS-97	5755	8.7	0.13	0.5	0.02	5	0.1	2.6	15	17	97	1	2	Arena
PS-95	5756	8.8	0.11	0.4	0.02	7	0.2	2.9	14	14	98	1	1	Arena
PS-107	5757	8.2	0.23	1.6	0.05	13	0.2	5.0	37	20	96	2	2	Arena
AlI-65	5758	8.0	0.22	3.3	0.15	7	0.4	10.1	22	14	86	8	6	Arena

														francosa
ALI-73	5759	8.1	0.18	2.6	0.10	3	0.3	10.9	21	21	86	9	5	Arena francosa
ALI-87	5760	8.3	0.18	0.7	0.18	7	0.3	10.4	19	15	88	8	4	Arena francosa
ALI-63	5761	8.1	0.24	2.9	0.13	5	0.5	15.0	27	12	96	2	2	Arena
ALI-71	5762	7.8	0.22	2.4	0.13	15	0.3	17.5	34	17	84	8	8	Arena francosa
ALI-77	5763	7.9	0.17	2.4	0.19	3	0.3	15.0	9	12	88	6	6	Arena francosa
ALI-66	5764	7.8	0.23	2.3	0.33	5	0.4	16.8	14	13	85	9	6	Arena francosa
ALI-81	5765	7.6	0.05	1.8	0.19	5	0.4	13.0	23	27	88	7	5	Arena francosa
ALI-68	5766	7.8	0.22	0.7	0.03	8	0.5	12.7	15	12	85	9	6	Arena francosa
ALI-82	5767	8.2	0.13	2.2	0.07	6	0.3	5.0	12	10	92	3	5	Arena
MLI-43	5768	8.1	0.19	0.9	0.03	7	0.2	5.6	24	15	93	4	3	Arena
MLI-56	5769	8.2	0.14	1.4	0.05	8	0.2	5.9	18	11	96	2	2	Arena
MLI-47	5770	8.1	0.23	0.8	0.04	6	0.3	11.8	14	18	87	5	8	Arena
MLI-36	5771	8.3	0.16	1.1	0.04	5	0.2	3.7	11	14	84	8	8	Arena Francosa
MLI-38	5772	8.1	0.19	0.9	0.02	5	0.2	3.8	16	18	95	3	2	Arena
MLI-57	5773	8.5	0.14	1.4	0.06	3	0.1	4.1	12	12	96	2	2	Arena
MLI-48	5774	8.4	0.10	0.9	0.05	3	0.2	4.2	6	12	97	1	2	Arena
MLI-52	5775	8.4	0.10	1.5	0.03	10	0.1	4.1	13	10	96	2	2	Arena
MLI-44	5776	8.3	0.14	1.1	0.01	3	0.5	4.4	17	10	96	2	2	Arena
MLI-31	5777	8.5	0.15	0.9	0.06	4	0.1	2.9	13	10	96	2	2	Arena
SLI-02	5778	8.1	0.17	2.2	0.06	4	0.3	6.0	20	13	96	2	2	Arena
SLI-22	5779	8.0	0.19	4.6	0.29	4	0.3	6.2	22	13	96	2	2	Arena
SLI-07	5780	7.8	0.28	1.0	0.05	7	0.5	24.0	12	17	67	17	16	Franco arenoso
SLI-13	5781	8.1	0.15	3.7	0.21	2	0.3	6.1	12	17	94	4	2	Arena

SLI-26	5782	7.9	0.25	2.0	0.10	5	0.5	19.7	12	17	80	12	8	Arena francosa
SLI-23	5783	7.9	0.23	3.6	0.02	11	0.3	6.7	23	17	90	7	3	Arena
SLI-19	5784	7.8	0.23	1.5	0.08	3	0.3	16.6	17	19	80	10	10	Arena francosa
SLI-21	5785	7.9	0.19	2.5	0.14	4	0.2	4.9	17	9	94	4	2	arena
SLI-16	5786	7.9	0.20	2.8	0.25	5	0.3	12.8	10	5	84	6	10	Arena francosa
SLI-08	5787	7.7	0.28	0.6	0.03	7	0.5	5.8	26	19	78	10	12	Franco arenoso
PLI-117	5788	8.5	0.17	1.1	0.06	3	0.1	3.4	3	2	96	2	2	Arena
PLI-107	5789	7.9	0.17	1.0	0.05	8	0.2	4.6	25	18	95	3	2	Arena
PLI-94	5790	8.2	0.17	0.5	0.02	4	0.2	3.6	8	4	94	4	2	Arena
PLI-95	5791	8.4	0.16	0.5	0.02	7	0.1	2.0	5	5	96	2	2	Arena
PLI-114	5792	8.4	0.16	0.4	0.03	8	0.1	2.7	6	8	97	1	2	Arena
P-113	5793	8.4	0.16	0.6	0.03	4	0.0	2.0	10	9	96	2	2	Arena
P-97	5794	8.4	0.11	1.5	0.07	7	0.1	3.1	6	10	96	2	2	Arena
P-102	5795	7.9	0.17	1.1	0.05	8	0.1	4.7	8	16	94	3	3	Arena
P-116	5796	8.2	0.15	0.5	0.02	9	0.1	3.4	10	13	96	2	2	Arena
P-108	5797	8.4	0.14	2.5	0.17	7	0.2	1.7	7	12	97	2	1	Arena
t= trazas														
Los datos en negritas corresponden a análisis por duplicado														

Anexo 3. Resumen Estadístico del Análisis de Correspondencias Canónicas para todo el sistema y para cada uno de los sitios.

RESUMEN ESTADÍSTICO DE LOS EJES PARA " LOS CUATRO SITIOS "			
Número de ejes canónicos:	3		
Total de variación ("inercia") en las especies de datos:	8.5801		
	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalores	0.486	0.301	0.266
Variación en las especies de datos			
% de variación explicado	5.7	3.5	3.1
% acumulativo explicado	5.7	9.2	12.3
Correlación de Pearson, Spp-Envt	0.825	0.803	0.719
Kendall (Rank) Corr., Spp-Envt	0.515	0.474	0.392

RESUMEN ESTADÍSTICO DE LOS EJES PARA " SELVA "			
Número de ejes canónicos:	3		
Total de variación ("inercia") en las especies de datos:	4.1851		
	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalores	0.850	0.784	0.684
Variación en las especies de datos			
% de variación explicado	20.3	18.7	16.3
% acumulativo explicado	20.3	39.0	55.4
Correlación de Pearson, Spp-Envt	0.969	0.974	0.991
Kendall (Rank) Corr., Spp-Envt	0.876	0.745	0.876

RESUMEN ESTADÍSTICO DE LOS EJES PARA " ACAHUAL "			
Número de ejes canónicos:	3		
Total de variación ("inercia") en las especies de datos:	3.2227		
	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalores	0.496	0.452	0.250
Variación en las especies de datos			
% de variación explicado	15.4	14.0	7.7
% acumulativo explicado	15.4	29.4	37.2
Correlación de Pearson, Spp-Envt	0.881	0.835	0.875
Kendall (Rank) Corr., Spp-Envt	0.571	0.582	0.500

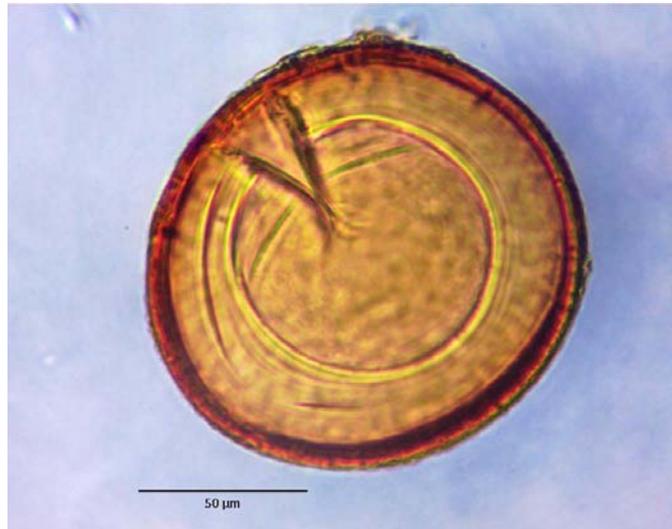
RESUMEN ESTADÍSTICO DE LOS EJES PARA " MATORRAL "			
Número de ejes canónicos:	3		
Total de variación ("inercia") en las especies de datos:	4.7266		
	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalores	0.648	0.523	0.435
Variación en las especies de datos			
% de variación explicado	13.7	11.1	9.2
% acumulativo explicado	13.7	24.8	34.0
Correlación de Pearson, Spp-Envt	0.941	0.956	0.952
Kendall (Rank) Corr., Spp-Envt	0.716	0.663	0.768

RESUMEN ESTADÍSTICO DE LOS EJES PARA " PASTIZAL "			
Número de ejes canónicos:	3		
Total de variación ("inercia") en las especies de datos:	4.1650		
	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalores	0.727	0.533	0.420
Variación en las especies de datos			
% de variación explicado	17.5	12.8	10.1
% acumulativo explicado	17.5	30.2	40.3
Correlación de Pearson, Spp-Envt	0.969	0.977	0.926
Kendall (Rank) Corr., Spp-Envt	0.554	0.672	0.672

Anexo 4. Imágenes de las esporas recolectadas en campo en los cuatro tipos de vegetación en la Mancha. Las fotografías fueron tomadas por la Mtra. Laura Hernández del Laboratorio de Micorrizas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Lluvias

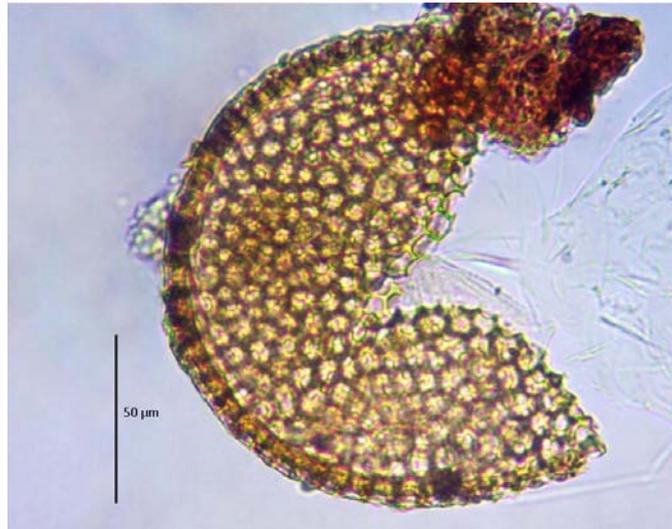
Acaulospora sp.1 (foto 1)



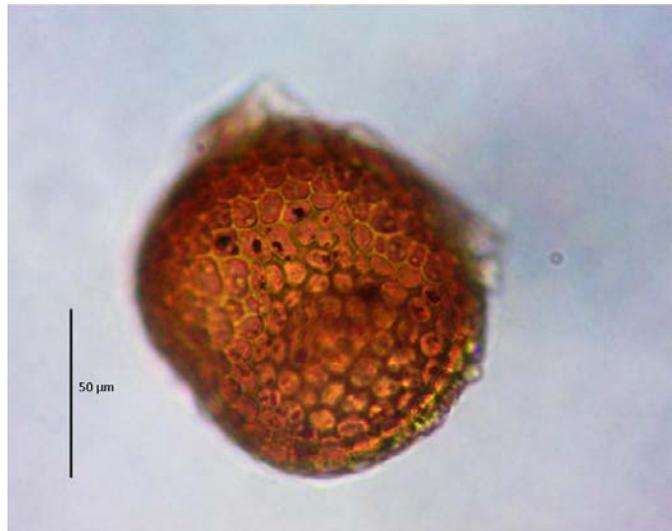
Acaulospora sp.1 (foto 2)



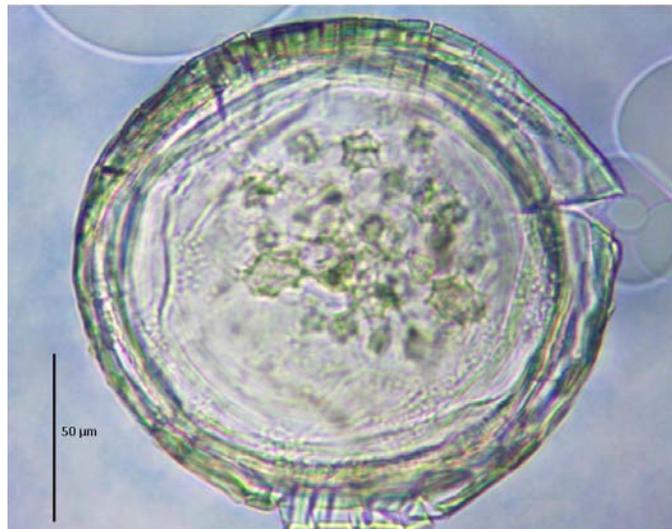
Acaulospora elegans



Acaulospora excavata



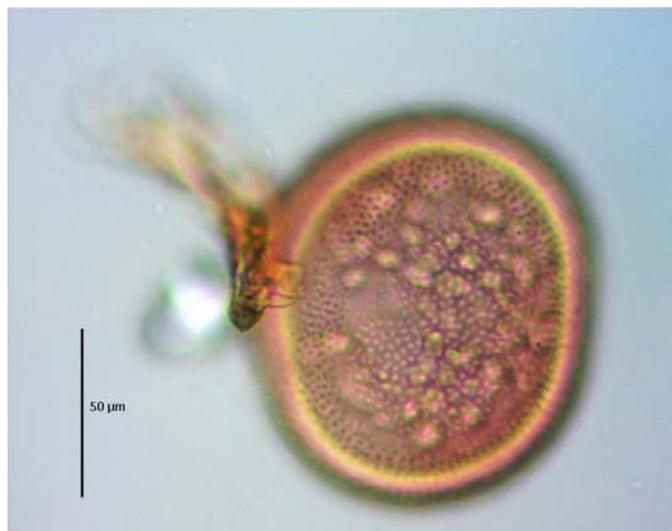
Acaulospora gerdemanni



Acaulospora kentinensis (foto 1)



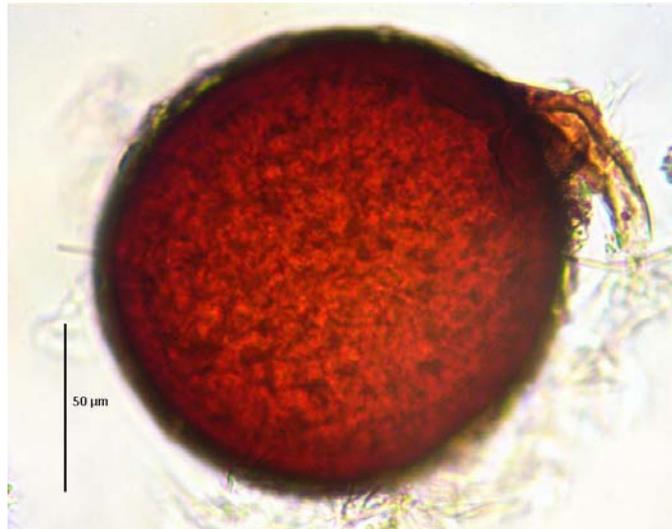
Acaulospora kentinensis (foto 2)



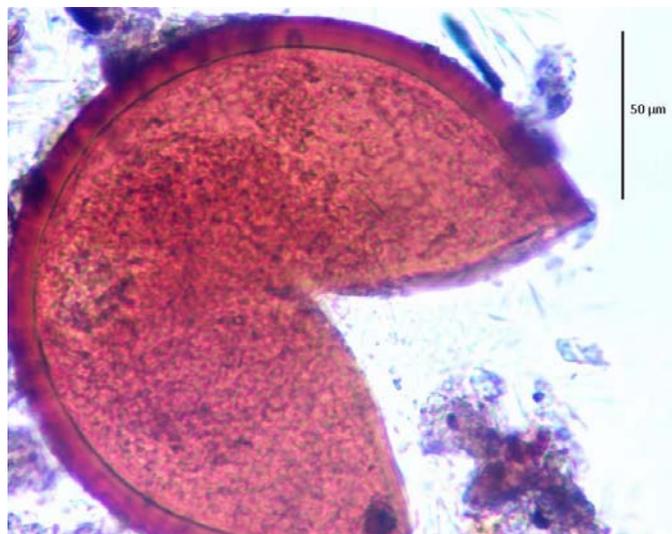
Funneliformis geosporus (foto 1)



Funneliformis geosporus (foto 2)



Funneliformis geosporus (foto 3)



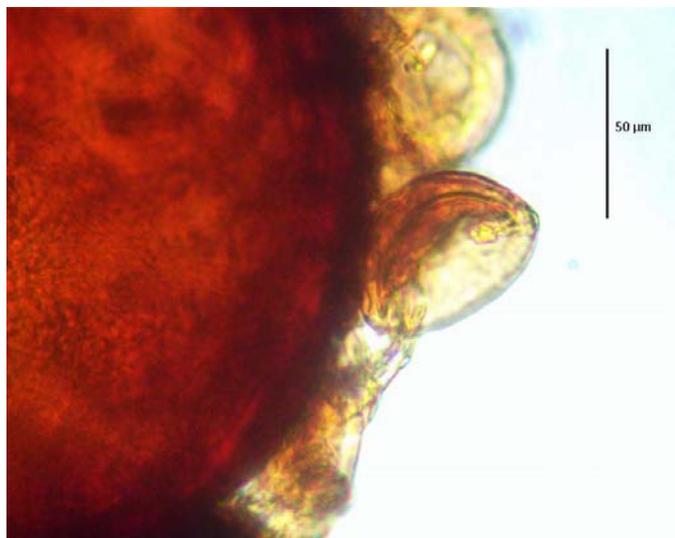
Funneliformis constrictus



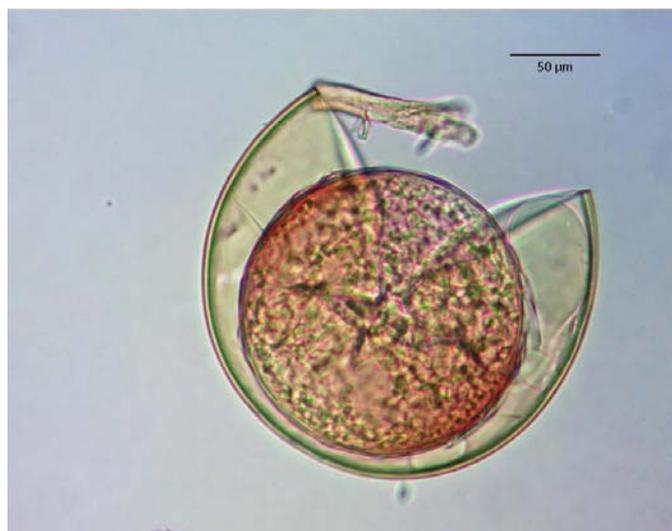
Glomus globiferum (foto 1)



Glomus globiferum (foto 2)



Scutellospora calospora (foto 1)



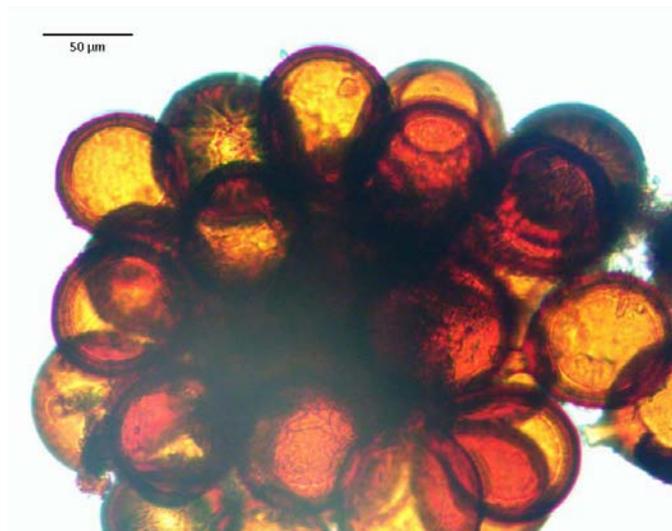
Scutellospora calospora (foto 2)



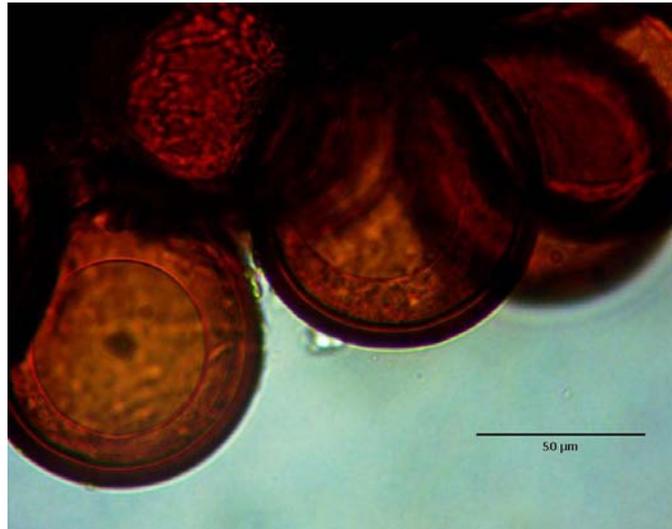
Sclerocystis rubiformis (foto 1)



Sclerocystis rubiformis (foto 2)



Sclerocystis rubiformis (foto 3)



Secas

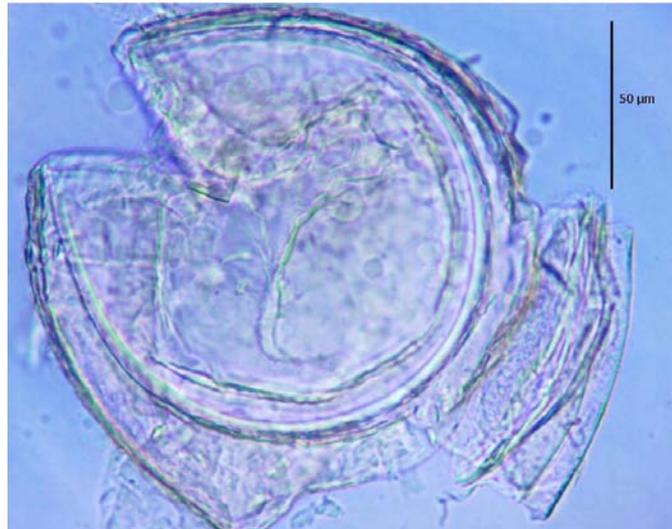
Acaulospora excavata



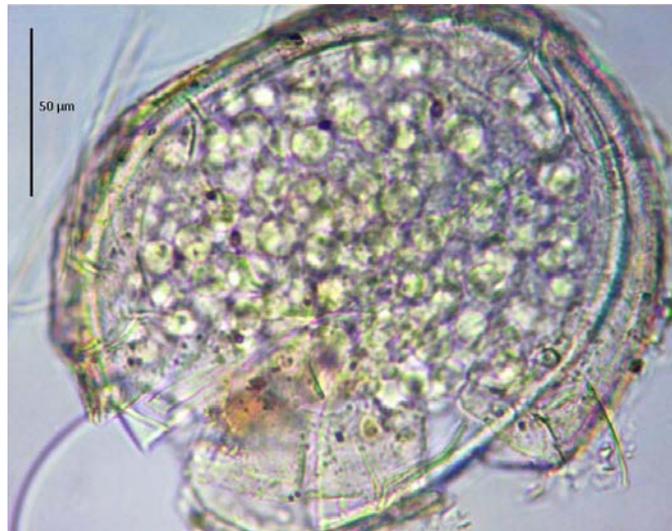
Acaulospora gerdemanni (foto 1)



Acaulospora gerdemanni (foto 2)



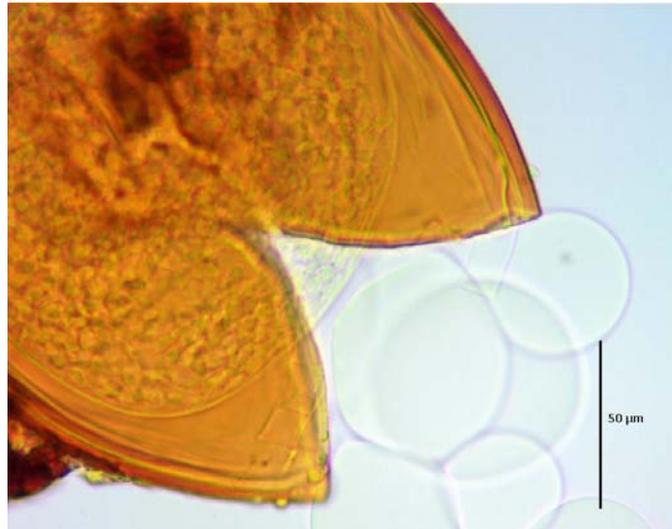
Acaulospora gerdemanni (foto 3)



Acaulospora laevis (foto 1)



Acaulospora laevis (foto 2)



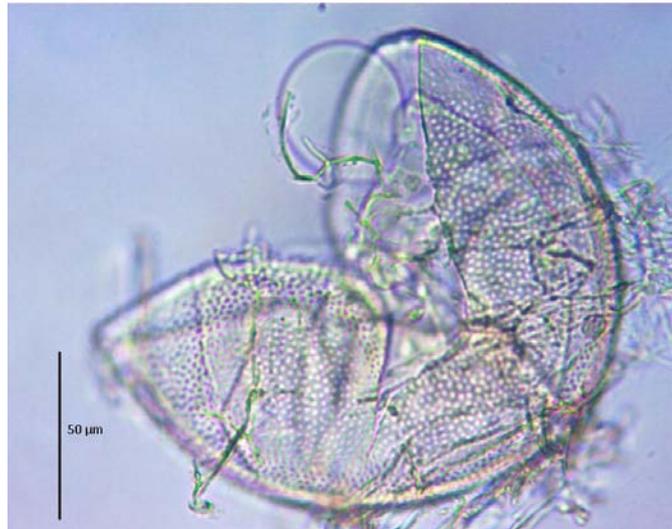
Acaulospora mellea



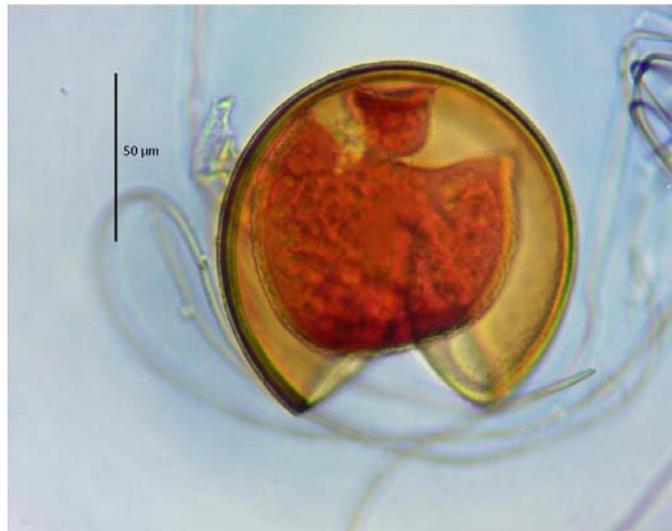
Acaulospora scrobiculata (foto 1)



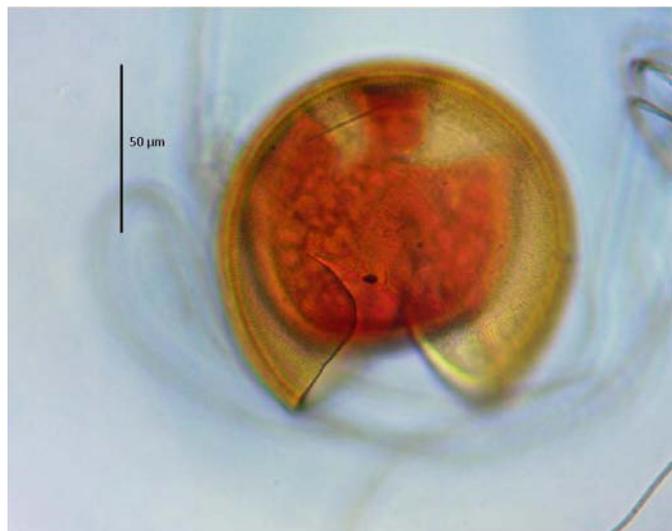
Acaulospora scrobiculata (foto 2)



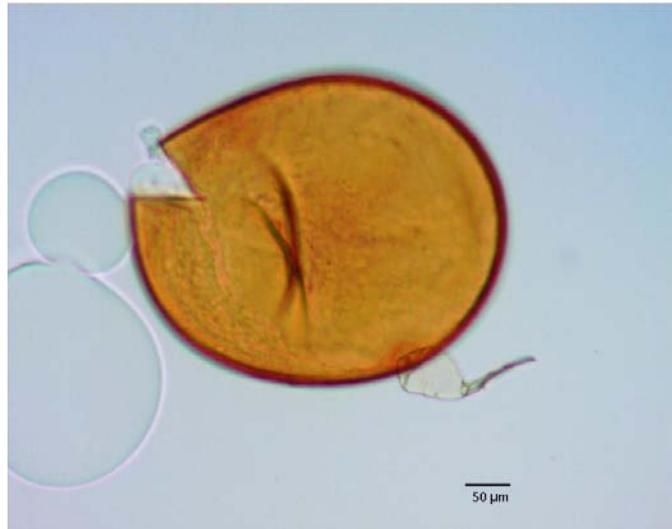
Acaulospora spinosa (foto 1)



Acaulospora spinosa (foto 2)



Gigaspora gigantea (foto 1)



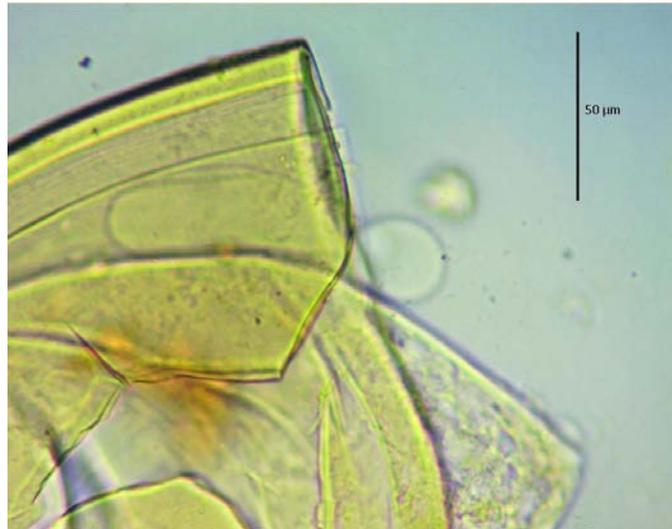
Gigaspora gigantea (foto 1)



Racocetra fulgida (foto 1)



Racocetra fulgida (foto 2)



Scutellospora cerradensis (foto 1)



Scutellospora cerradensis (foto 2)



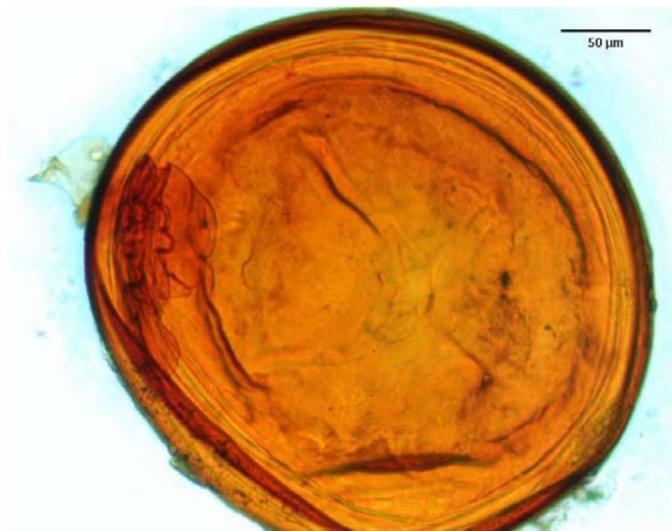
Scutellospora cerradensis (foto 3)



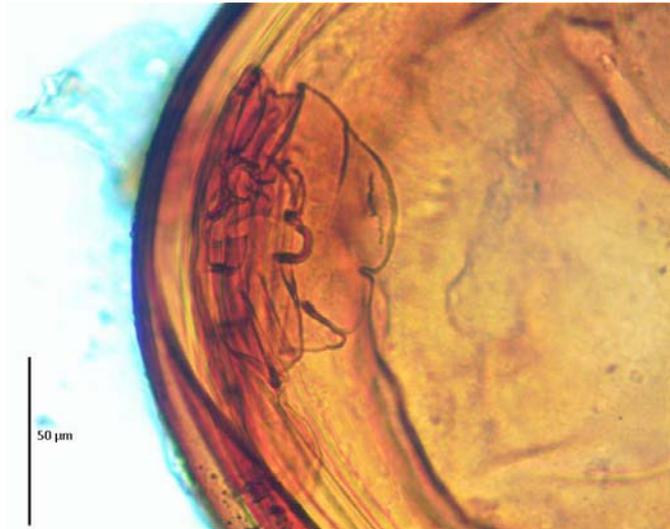
Scutellospora cerradensis (foto 4)



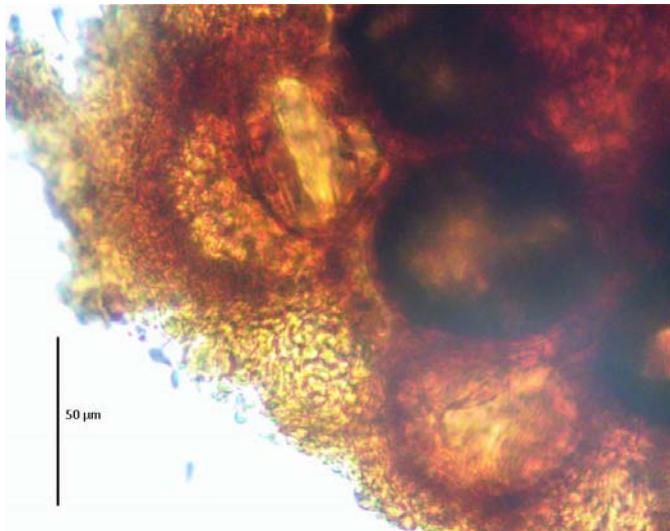
Scutellospora erythropus (foto 1)



Scutellospora erythropus (foto 2)



Sclerocystis sinuosum (foto 1)



Sclerocystis sinuosum (foto 2)

