



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Micorrizas de especies arbóreas de selva baja caducifolia
en temporada seca**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

ABRAHAM ULISES SOLIS RODRÍGUEZ



DIRECTOR DE TESIS:

M. EN C. JULIETA ALVAREZ MANJARREZ

Ciudad Universitaria, CD. MX., 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Datos del jurado

1. Datos del alumno

Solis
Rodríguez
Abraham Ulises
5520589569
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
309267856

2. Datos del tutor

M en C
Julieta
Alvarez
Manjarrez

3. Datos del sinodal 1

Dra
Irene
Sánchez
Gallen

4. Datos del sinodal 2

Dra
María del Pilar
Ortega
Larrocea

5. Datos del sinodal 3

Dr
Noé Manuel
Montaño
Arias

6. Datos del sinodal 4

Dr
Andrés
Argüelles
Moyao

7. Datos del trabajo escrito

Micorrizas de especies arbóreas de selva baja caducifolia en temporada seca
115 p
2018

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México y todas las personas que la conforman

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el financiamiento del proyecto CONACYT Ciencia básica 239266

Al Dr. Roberto Garibay Orijel, por darme la oportunidad de obtener un lugar en el Laboratorio de sistemática y ecología de micorrizas, en el cual he encontrado una cantidad ingente de apoyo y conocimiento.

A la Dra. Pilar Ortega Larrocea por sus enseñanzas en el campo de las micorrizas arbusculares. Asimismo, a la M. en C. Iris Suárez Quijada, por su asesoría y facilidades brindadas en el Laboratorio de Microcosmos Bioedáficos del Instituto de Geología.

A los integrantes del jurado, Dra. María del Pilar Ortega Larrocea, Dra. Irene Sánchez Gallen, Dr. Andrés Argüelles Moyao y Dr. Noé Manuel Montaña Arias. Gracias a sus comentarios y observaciones, el presente escrito mejoró sustancialmente.

Al Dr. José Luis Villarruel Ordaz, por el apoyo en Oaxaca y el préstamo de las instalaciones de la Universidad del Mar, campus Huatulco.

A la M. en C. María Berenit Mendoza Garfias por su asesoría en la toma de fotos en el Laboratorio de Microscopía Electrónica del Instituto de Biología.

[...] No lo encontré- me responde el Viejo Antonio-. No ahí estaba. No lo encontré. Lo hice. Como de por sí se hace. Caminando pues. Tú te pensaste que el camino ya estaba en algún lado y que tus aparatos nos iban a decir para dónde había quedado el camino. Pero no. Y luego te pensaste que yo sabía en dónde estaba el camino y me seguiste. Pero no. Yo no sabía dónde estaba el camino. Lo que sí sabía es que teníamos que hacer el camino juntos. Así que lo hicimos. Así llegamos a donde queríamos. Hicimos el camino. No ahí estaba.

-Pero, ¿por qué me dijiste que cuando uno no sabe qué es lo que sigue hay que mirar para atrás? ¿No es para encontrar el camino de regreso?-pregunté.

- No pues-responde el Viejo Antonio-. No para encontrar el camino. Es para ver dónde te quedaste antes y qué es lo que pasó y qué querías... Sí pues. Volteando para mirar atrás te das cuenta dónde te quedaste. O sea que así puedes ver el camino que no te hiciste bien. Si miras para atrás te das cuenta que lo que querías es regresar y lo que pasó es que tú respondiste que había que encontrar el camino de regreso. Y ahí está el problema. Te pusiste a buscar un camino que no existe. Había que hacerlo.

-Pero, ¿por qué dices que hicimos el camino? Lo hiciste tú... -No pues- sigue sonriendo el Viejo Antonio-. No lo hice yo solo. Tú también lo hiciste porque un tramo lo caminaste tú adelante.

- ¡Ah! Pero ese camino no sirvió- lo interrumpo.

-Sí pues. Sirvió porque así supimos que no sirvió y entonces ya no lo volveremos a caminar o sea a hacer, porque nos llevó a donde no queremos y entonces podemos hacernos otro para que nos lleve- dice el Viejo Antonio[...]

Subcomandante Insurgente Marcos. *Relatos del Viejo Antonio.*

Agradecimientos personales

A Vianey Mejía y Jessyca López, quienes me han brindado años de sincera y maravillosa amistad, pasando momentos únicos y estando ahí cuando más lo necesité.

A Julieta Alvarez, quien con sus consejos, pláticas, conocimientos, comentarios, correcciones, paciencia y apoyo se consiguieron logros importantes.

A Óscar y Rodolfo por su ayuda y compañía en el tiempo de muestreo. También a quienes he conocido en el laboratorio: Andrés, Amaranta, Gala, Valeria, Gema, Jesús, Ireri, Magda, Mariana, Noemí y Eduardo.

A todas las personas que he conocido a través de este tiempo de vida, pero que sus caminos se dirigen a su propio destino.

[...] si antes de cada acción pudiésemos prever todas sus consecuencias, primero en las consecuencias inmediatas, después, las probables, más tarde las posibles, luego las imaginables, no llegaríamos siquiera a movernos de donde el primer pensamiento nos hubiera hecho detenernos. Los buenos y los malos resultados de nuestros dicho y obras se van distribuyendo, se supone que de forma bastante equilibrada y uniforme, por todos los días del futuro, incluyendo aquellos, infinitos, en los que ya no estaremos aquí para poder comprobarlo, para congratularnos o para pedir perdón, hay quien dice que eso es la inmortalidad de la que tanto se habla [...]

José Saramago, *Ensayo sobre la ceguera*.

A veces se es afortunado y se puede saber el resultado sobre las consecuencias de nuestras decisiones e indecisiones, llegando un posterior momento de paz y satisfacción. Aunque a veces pareció que los esfuerzos realizados fueron en vano, debido al surgimiento de eventos inesperados, este trabajo es la conclusión de años de paciencia, apoyo, experiencia, enseñanzas, preocupaciones, cuidados, risas, sueños, felicidad, desvelos, educación y sacrificios dados por mi padre, Guillermo Solis, mi madre Concepción Rodríguez y mi hermano, Arturo Solis. Esta tesis es para ustedes.

Mi propósito es exponer una ciencia muy nueva que se ocupa de un asunto muy antiguo [...] con respecto al cual los libros escritos por los filósofos no son pocos ni pequeños; sin embargo, he descubierto [...] algunas propiedades [...] que vale la pena conocer [...] de la cuál esta obra es apenas el comienzo, vías y medios por los cuales otras mentes más agudas que la mía explorarán sus rincones más remotos.

Galileo Galilei (traducción de Altshuler, J., 2002)

Índice

INTRODUCCIÓN	3
MARCO TEÓRICO	4
Clasificación de las micorrizas.....	4
Micorrizas arbusculares	4
Micorrizas Ericoides	5
Micorrizas Orquideoideas.....	6
Ectomicorrizas	6
Ecología de micorrizas	7
Nutrición	7
Redes micorrízicas	7
Importancia a gran escala	8
Micorrizas en ecosistemas tropicales	10
Selva baja caducifolia.....	10
ANTECEDENTES	13
MAR y ECM en selvas bajas de México.....	13
Hospederos micorrízicos potenciales	14
OBJETIVOS	18
Objetivo general	18
Objetivos particulares.....	18
MÉTODO	19
Área de estudio	19
Muestreo	20
RESULTADOS	21
Descripción de morfotipos ectomicorrízicos	29
Morfotipos en <i>Achatocarpus</i>	29
Morfotipos en <i>Coccoloba barbadensis</i>	38
Morfotipos en <i>Coccoloba liebmannii</i>	49
Micorriza Arbuscular.....	68
<i>Achatocarpus spp.</i>	68
<i>Achatocarpus aff. gracilis</i>	70

<i>Cordia elaeagnoides</i>	71
<i>Ruprechtia fusca</i>	72
<i>Ruprechtia aff. pallida</i>	73
DISCUSIÓN	75
Colonización de hongos micorrízicos en la Selva Baja Caducifolia.....	75
Hospederos ectomicorrízicos.....	75
Hospederos micorrízicos arbusculares	76
Asociaciones micorrízicas en la SBC.....	78
El posible papel de las micorrizas en la temporada seca	79
Factores no fúngicos en la sobrevivencia a la falta de agua	79
Factores fúngicos en la sobrevivencia a la temporada seca	81
CONCLUSIÓN	86
BIBLIOGRAFÍA	87
ANEXOS	100
Anexo 1	100
Anexo 2.....	102
Anexo 3.....	103
Anexo 4.....	105
Anexo 5.....	106

INTRODUCCIÓN

La simbiosis es cualquier asociación íntima y prolongada de dos o más organismos de diferentes especies. Al darse entre una gran diversidad de organismos, se vuelve de gran importancia en la dinámica de la vida en la Tierra (Margulis, 2002). El término simbiosis se ha utilizado como sinónimo de mutualismo (Brundrett, 2004), pero el concepto cubre desde el mutualismo hasta el parasitismo.

La micorriza es una simbiosis formada entre hongos y plantas. Esta asociación es un componente importante en la dinámica ecológica de los ambientes terrestres. En la micorriza se forma un contacto íntimo entre la raíz y las hifas, dando lugar a la transferencia de nutrientes, que se da entre un hongo y una raíz (o los rizoides y talos). El contacto íntimo es resultado de un crecimiento coordinado entre simbiosis (Allen, 2001; Brundrett, 2004). Sin embargo, la micorriza no es una simbiosis completamente mutualista, esta definición evita la confusión que puede existir entre otras simbiosis fúngicas, como las patogénicas y endofíticas, en las que también existe un íntimo contacto entre el hospedero y el hongo, pero carecen de la transmisión de nutrientes y el crecimiento coordinado entre la raíz y el hongo (Brundrett, 2004).

Las simbiosis micorrízicas se encuentran en casi todos los ecosistemas terrestres (Smith y Read, 2008) y tienen una gran importancia para las especies que conforman el sotobosque y el dosel, así como en procesos importantes como la regeneración natural del ecosistema. En la selva baja caducifolia, vegetación que cubre el 42% del área los ecosistemas tropicales a nivel mundial (Murphy y Lugo, 1986), falta mucho sobre el conocimiento de las micorrizas (e.g. Alvarez-Manjarrez *et al.*, 2018; Montañaño *et al.*, 2015). La investigación de las micorrizas arbusculares en México, a pesar de los esfuerzos, sigue siendo poco en ambientes naturales (Montañaño *et al.*, 2012); mientras que el estudio de las ectomicorrizas se ha enfocado exclusivamente hacia los ambientes templados. Así, en la selva baja caducifolia, un ecosistema dominado por la temporada de baja o nula precipitación, los estudios micorrízicos se han dirigido principalmente en la temporada de lluvias, por lo que poco se sabe de las asociaciones micorrízicas en la temporada seca. Por lo tanto, es imprescindible conocer quiénes son los hospederos micorrízicos y qué tipo de micorriza forman, entendiendo en mayor detalle su papel ecológico en esta temporada, y la dinámica del ecosistema antes de su total deforestación.

MARCO TEÓRICO

Clasificación de las micorrizas

Las micorrizas se establecen ampliamente entre los cuatro grupos tradicionales de plantas: 93% de familias de angiospermas, 92% de familias de gimnospermas, 93% de familias de pteridofitas y 71% de familias de briofitas, incluyendo escasas especies de plantas acuáticas (Brundrett, 2009; Tedersoo y Smith, 2013; Wang y Qiu, 2006).

Las micorrizas se clasifican en cuatro tipos dependiendo de la morfología de la interfase de transferencia entre la planta y el hongo: arbusculares, ectomicorrizas, ericoides y orquideoides (Brundrett, 2009). También existe la clasificación de acuerdo a la localización de la interfase de transferencia: a) las endomicorrizas, en las que las hifas invaginan el protoplasto de las células hospederas, abarcan a las micorrizas arbusculares, ericoides, orquideoides, ectendomicorrizas, arbutoides y monotropoides; b) la ectomicorriza es la única en la que las estructuras hifales de transferencia son intercelulares con las células hospederas (Brundrett, 2009; Peterson *et al.*, 2004; Smith y Read, 2008). En seguida se da una explicación más amplia de los cuatro tipos morfológicos de la interfase de transferencia (figura 1).

Micorrizas arbusculares

La micorriza arbuscular (MAr) se forman entre hongos simbioses obligados del phylum Glomeromycota (Tedersoo *et al.*, 2018) y entre el 74% de familias de plantas vasculares (van der Heijden *et al.*, 2015). Dado el número de familias de plantas que colonizan, es el tipo de micorriza más común.

Las MAr presentan dos sistemas miceliales. El primero se localiza en el suelo y está formado por hifas que se expanden más allá de la rizosfera, llamadas hifas extraradicales. Éstas adquieren los nutrimentos del suelo y colonizan a nuevos hospederos; además, al tener una pared más gruesa, son más tolerantes al estrés provocado por otros organismos edáficos, como la microfauna (Allen *et al.*, 2005b). El segundo sistema micelial, que está formado por las hifas intraradicales, se localiza dentro de la raíz y genera dentro de las células corticales la interfase de transferencia, también llamada arbusculo (figura 1.1a). Básicamente, la interfase periplasmática consiste en una estructura formada entre ambos simbioses por la cual se transmiten los nutrientes de forma bidireccional (Smith y Read, 2008; Souza, 2015). La presencia de arbusculos y vesículas se han utilizado para caracterizar esta categoría micorrízica. Sin embargo, el arbusculo es una estructura perecedera y de muy poca duración (de 4 días a 10; Smith y Read, 2008; Souza, 2015) que no se encuentra en raíces viejas (Brundrett, 2004) o está ausente. Además, las vesículas se forman en el 80% de las asociaciones micorrízicas (Smith y Read, 2008), sin estar presentes en todos los géneros de hongos arbusculares (Souza, 2015).

Se reconocen dos tipos estructurales de la interfase de transferencia: la tipo *Arum* (o lineal) y la tipo *Paris* (o enrollada). En la interfase tipo *Arum* (figura 1.1a), las hifas intercelulares crecen

rápidamente a lo largo de los espacios aéreos que se encuentran entre las paredes de células corticales contiguas, por lo cual adquieren una orientación paralela al crecimiento de la raíz (Smith y Read, 2008). Estas hifas forman ramificaciones laterales que pueden penetrar a las células hospederas, dentro de las que se ramifican dicotómicamente, estableciendo el arbúsculo. En la interfase tipo *Paris* (figura 1.1b), el desarrollo hifal se da desde la epidermis dentro de las células, sin hifas paralelas a los tubos vasculares, extendiéndose directamente de célula a célula. A diferencia del arbúsculo, las hifas se enrollan dentro de la célula vegetal, manteniendo su grosor. Aunque se reconoce estos dos tipos, no son excluyentes, sino un continuo, pudiéndose encontrar variaciones entre ambas, por ejemplo, los ovillos pueden presentar arbúsculos, aunque no es común (Peterson *et al.*, 2004; Smith y Read, 2008; Souza, 2015).

Dependiendo del género de hongo, se llegan a formar estructuras fúngicas de almacenamiento (vesículas) y células auxiliares. Las vesículas (figura 1.1) se originan de las hifas intraradicales dentro o entre las células hospederas. No todos los géneros las forman, pero cuando están presentes, dependiendo del género, muestran diversas formas, como globular, rectangular, lobulada irregular o rugosa (Redecker *et al.*, 2013; Smith y Read, 2008). Además de la función de almacenamiento, pueden tener una función reproductiva al formar esporas (Berbara *et al.*, 2006). Las células auxiliares se forman a partir del micelio extraradical en algunas especies del orden Diversisporales. Estas células pueden encontrarse solitarias o en grupo, ornamentadas con espinas o nudos, y tienen una función nutricional y de almacenamiento, sin servir como propágulos (Souza, 2015).

Las esporas se originan del micelio extraradical o intraradical. Dependiendo de la especie de hongo, las esporas se pueden encontrar en la superficie del suelo, dentro del suelo o en las raíces, y solitarias, en grupos o en esporocarpos. Las esporas son asexuales, multinucleadas, con pared gruesa y presentan diversas formas (*i.e.* globosas, subglobosas o irregulares) y colores (Souza, 2015).

Micorrizas Ericoides

La micorriza ericoide las forman hongos del phylum Ascomycota en las familias Ericaceae, Epacridaceae y Empetraceae del orden Ericales (Peterson *et al.*, 2004), cubriendo el 1.3% de las plantas vasculares (Brundrett, 2009). Las raíces laterales tienen una anatomía uniforme: un diámetro muy delgado, de <50 μm a 100 μm (Smith y Read, 2008), un sistema vascular angosto rodeado de una o dos capas de células corticales y una capa de epidermis (Peterson *et al.*, 2004).

La asociación inicia cuando el hongo forma una red, similar a la red de Hartig (ver en Ectomicorrizas), en la raíz (figura 1.2). Las hifas penetran a las células epidérmicas maduras y se ramifican en alto grado dentro de éstas (figura 1.2). Mientras que la raíz crece, la red se expande, dejando solamente una fila de células epidérmicas sin penetrar (Smith y Read, 2008). El micelio extraradical tiene poca longitud (<1 cm), ya que las delgadas raíces cumplen la función de exploración y aprovechamiento del suelo (Peterson *et al.*, 2004).

Micorrizas Orquideoides

La micorriza orquideoide las forma mayoritariamente hongos saprobios del phylum Basidiomycota (género *Rhizoctonia*) únicamente con plantas de la familia Orchidaceae, cubriendo 8.1% de las plantas vasculares (Brundrett, 2009). Las orquídeas se caracterizan por tener semillas muy pequeñas (0.3-14 μm) y sin endospermo, por lo que sus reservas para completar la germinación son pocas. En un proceso llamado germinación simbiótica, el hongo coloniza al embrión, forma complejos bucles hifales (pelotones; figura 1.3) y sustenta nutritivamente el desarrollo vegetal hasta la aparición de hojas. Cuando la planta es adulta, las orquídeas pueden ser autótrofas (clorofílicas) o micoheterótrofas (aclorofílicas dependientes del hongo). A pesar de que el hongo les da nutrientes del suelo, las orquídeas autótrofas le dan al hongo poco o nada de C (Dearnaley y Cameron, 2017). En otro tipo de orquídeas verdes, aunque tengan clorofila, hay ocasiones que siguen recibiendo C del hongo. A estas últimas se les conoce como plantas mixótrofas (Smith y Read, 2008).

Ectomicorrizas

Las ectomicorrizas (ECM) se forman en el 1.9% de las plantas vasculares, cubriendo aproximadamente 5600 especies de angiospermas y 285 de gimnospermas (Brundrett, 2009). Los hongos simbioses pertenecen al phylum Ascomycota, exclusivamente la clase Ascomycetes, al phylum Basidiomycota, únicamente en la clase Hymenomycetes, y al phylum Zygomycota, en la que sólo unas pocas especies de la familia Endogonaceae forman ectomicorrizas (Agerer, 2006; Tedersoo y Smith, 2013).

Estas micorrizas se caracterizan morfológicamente por la presencia de un manto de hifas que envuelve a la raíz, un micelio externo y la red de Hartig (figura 1.4). El manto puede ser utilizado por el hongo para el almacenamiento de nutrientes (Smith y Read, 2008), y es un carácter establecido bajo control del hongo (Agerer, 2006). La red de Hartig, llamada así a la interfase de transferencia, está conformada por un tejido hifal que crece de la parte interna del manto y se introduce en el espacio entre las células corticales contiguas, sin penetrarlas (figura 1.4).

El micelio extraradical emerge del manto externo, extendiéndose por el suelo y obteniendo nutrientes y agua. Este puede ser tan simple como hifas individuales hasta agregados hifales llamados rizomorfos (Agerer, 2006). De acuerdo a la longitud del micelio extraradical, se distinguen cuatro estrategias de exploración. La estrategia de contacto presenta un manto liso y algunas hifas extraradicales. La estrategia de corta distancia tiene una envoltura voluminosa de hifas, pero no se presentan rizomorfos. En la estrategia de media distancia se forman rizomorfos, que pueden alcanzar de 30 a 50 mm. En la estrategia de larga distancia, se forman rizomorfos robustos diferenciados de algunos decímetros de longitud (Agerer, 2001).

Ectendomicorrizas, Micorriza arbutoide y monotropoide

Existen tres categorías micorrízicas con los mismos componentes hifales de las ectomicorrizas, pero que penetran a la pared de las células vegetales. La ectendomicorriza se da entre Ascomycota y coníferas del género *Pinus* y *Larix* (principalmente de individuos jóvenes), en los que

las hifas se introducen a las células epidermales y corticales (figura 1.5). La micorriza arbutoide se diferencia de la ectomicorriza porque su red es paraepidérmica, es exclusiva de los géneros de plantas *Arbutus* y *Arctostaphylos* (orden Ericales; figura 1.6). La última, la monotropoide, tiene una gruesa red de Hartig paraepidermal que proyecta hifas cortas (ganchos; figura 1.7) a las células de *Monotropa* y *Pterospora*. Estos géneros de plantas son micoheterótrofos, es decir, no tienen clorofila y dependen de los hongos para su nutrición (Peterson *et al.*, 2004; Smith y Read, 2008).

Ecología de micorrizas

Nutrición

Las simbiosis micorrízicas se encuentran en casi todos los ecosistemas terrestres (Smith y Read, 2008) y tienen una gran importancia para las especies que conforman el sotobosque y el dosel, teniendo influencia en procesos como el establecimiento de las plantas hasta escalas globales (ver Importancia a gran escala). Entre 40000 a 50000 especies de hongos forman micorrizas. Los hongos obtienen minerales de difícil acceso para las plantas (N, P, K, Ca y Mg) y se los transfieren, especialmente en los suelos pobres en nutrientes (van der Heijden *et al.*, 2015). La cantidad de P y N que los hongos les proporcionan depende del tipo de micorriza que se trate: las ECM aportan cerca del 80% de ambos elementos, mientras que las MAr aportan el 90% sólo de P, y 0-20% de N (van der Heijden *et al.*, 2015). De igual forma pueden proporcionarle agua a la planta en sequía (Smith y Read, 2008). Como canje a sus beneficios, las plantas les asignan entre el 10 y 50% de C a los hongos micorrízicos (van der Heijden *et al.*, 2015).

Redes micorrízicas

Las asociaciones micorrízicas pueden ser o no específicas. La simbiosis puede ser específica cuando la planta es micoheterótrofa o cuando existe una baja diversidad de hospederos ectomicorrízicos (Tedersoo *et al.*, 2010). Esto es posible ya que el hospedero puede seleccionar a los simbiosiontes más cooperativos (Dickie, 2007; Diédhiou *et al.*, 2010; Kiers *et al.*, 2011). Por el contrario, la asociación puede no ser específica ya que algunas plantas pueden presentar más de un tipo de micorriza formada por diferentes linajes de hongos (Wang y Qiu, 2006). Además, los hongos pueden estar en varios hospederos a la vez y pueden formar tipos diferentes de micorrizas debido a variaciones ambientales, a la identidad y/o a la edad del hospedero (Brundrett, 2004; Diédhiou *et al.*, 2010; van der Heijden y Sanders, 2002). La baja especificidad de los simbiosiontes permite la formación de largas redes micorrízicas entre hospederos en las que la transferencia de nutrientes, agua y señales químicas no sólo se lleva a cabo de un hongo a una planta, sino que se transfieren entre hospederos distantes (van der Heijden *et al.*, 2015).

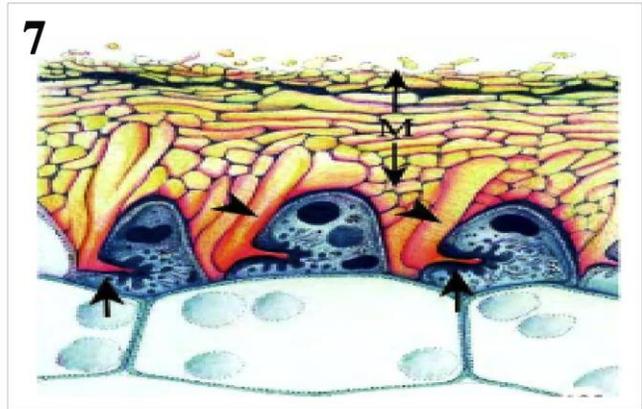
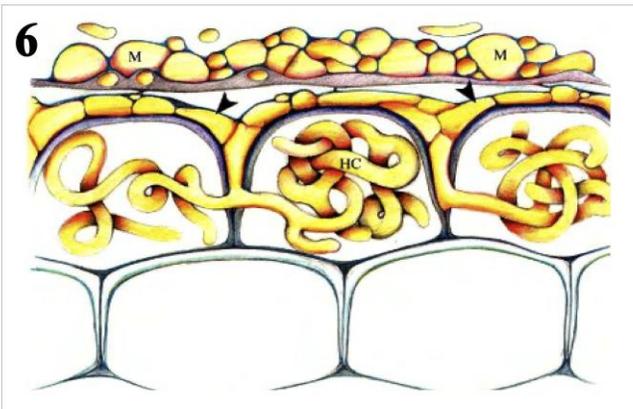
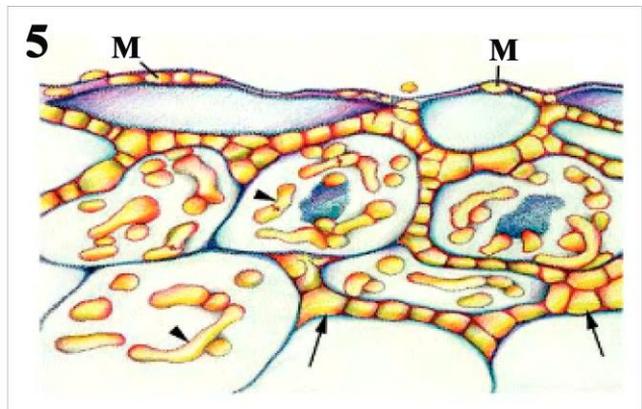
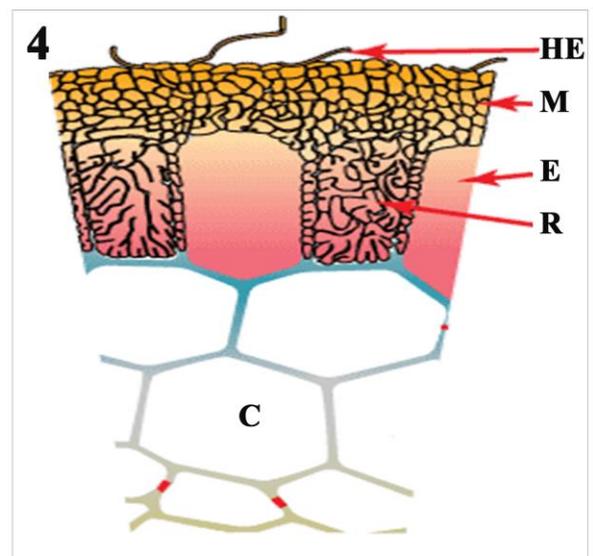
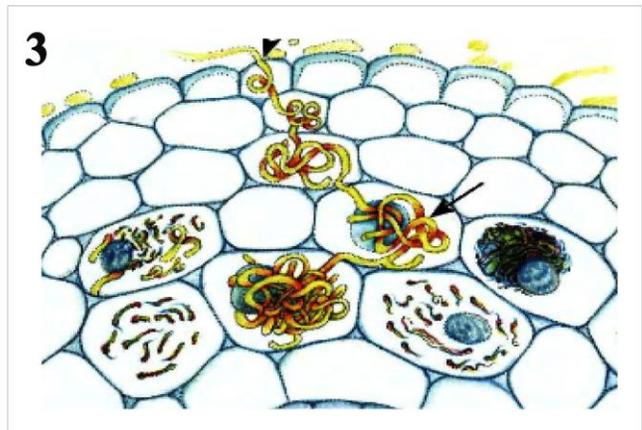
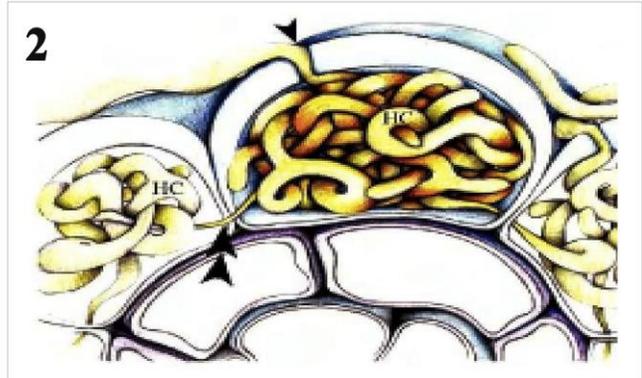
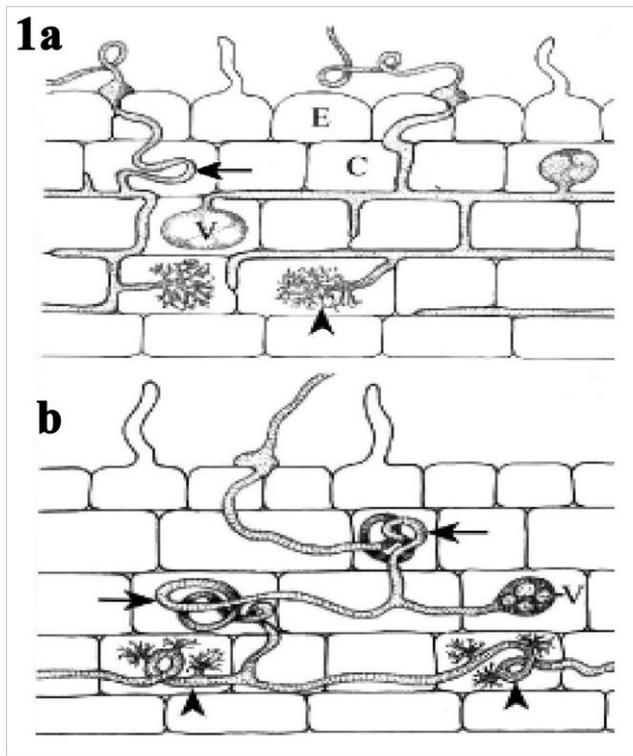
Aunque el establecimiento de las plántulas se puede dar sin micorrizas, éstas aceleran este proceso. El establecimiento y posterior desarrollo de las plántulas se ve acelerado en ambientes con redes micorrízicas de ECM, MAr y ambas (Diédhiou *et al.*, 2010; van der Heijden *et al.*, 2015; Henkel *et al.*, 2005; Simard *et al.*, 2002). En las sucesiones ecológicas, las redes actúan por

retroalimentación negativa y positiva. La retroalimentación negativa se da por los aumentos en las capacidades de los hospederos ectomicorrízicos de competir intraespecíficamente y de su velocidad de establecimiento, resultando en una coexistencia de especies y en un aumento de la resiliencia. La retroalimentación positiva se da cuando especies micorrízicas compiten con no micorrízicas, excluyendo a las últimas y aumentando el espacio para el establecimiento de más individuos micorrízicos, lo que desestabiliza la estructura de la comunidad (Simard *et al.*, 2012).

Importancia a gran escala

Las micorrizas también tienen influencia indirecta en otros procesos más allá de su hospedero. Su presencia afecta a la herbivoría, ya sea porque modifica la abundancia de especies vegetales o la calidad nutritiva de éstas. También, las micorrizas alteran la biomasa y distribución espacial de la comunidad de animales en el suelo, como lombrices, ácaros, colémbolos, nemátodos e insectos (Gange y Brown, 2002; van der Heijden y Sanders, 2002). Las bacterias que se asocian con hongos micorrízicos contribuyen a la mineralización y disolución de minerales y nutrientes; además, se han encontrado bacterias endosimbiontes (*bacteria-like organisms*) dentro de las hifas y esporas, las cuales quizá pueden ayudar a la fijación del dinitrógeno (van der Heijden y Sanders, 2002;

Figura 1. Tipos de micorrizas. **1)** La micorriza arbuscular penetra las células epidermales (E) y corticales (C). En la tipo *Arum* (**a**), las hifas (flecha) crecen paralelas a la raíz (punta de flecha roja) y dentro de las células vegetales forman el arbusculo (punta de flecha negra). En la tipo *Paris* (**b**), las hifas se enrollan en ovillos (flecha) y no tienen crecimiento paralelo a la raíz, algunos ovillos presentan arbusculos (punta de flecha). Ambos tipos pueden presentar vesículas (V). **2)** En la micorriza ericoide, las hifas penetran (HC) sólo las células epidermales (punta de flecha), ramificándose densamente adentro y expandiéndose de célula a célula (doble punta de flecha). **3)** La micorriza orquideoide se forma cuando la hifa penetra las células vegetales (punta de flecha) y se enrolla en pelotones (flecha). **4)** En la ectomicorriza, las hifas extraradicales (HE) forman el manto (M) al envolver a las células epidermales (E); al introducirse entre éstas, constituyen la red de Hartig (R). Las hifas no llegan hasta las células corticales (C). **5)** La ectendomicorriza también presenta manto (M) y red de Hartig (flecha), pero las hifas sí penetran a las células vegetales (punta de flecha). **6)** La micorriza arbutoide también presenta manto (M) y las hifas penetran a las células epidermales (HC), pero su red de Hartig (punta de flecha) no crece más allá de éstas, a diferencia de la micorriza monotropoide. **7)** La micorriza monotropoide presenta manto (M) y su red de Hartig (punta de flecha) sólo crece hasta las células epidermales; sin embargo, las hifas penetran a través de ganchos (flecha). Figuras 1 a la 7 modificadas de Peterson *et al.*, 2004, excepto la figura 4, que se modificó de Brundrett (www.mycorrhizas.info), 2008.



Smith y Read, 2008). En el suelo, las micorrizas pueden mitigar la pérdida por lixiviación o desnitrificación de nutrientes orgánicos e inorgánicos, incluso en la ausencia de actividad metabólica vegetal; este hecho aumenta la sostenibilidad del ecosistema y ayuda, indirectamente, a reducir la emisión de óxido nítrico (N_2O), un gas de efecto invernadero más dañino que el dióxido de carbono (CO_2) (van der Heijden *et al.*, 2015). Igualmente, las micorrizas pueden tener un efecto indirecto sobre el calentamiento global, reduciendo o aumentando la radiación reflejada del sol al modificar el albedo de los ecosistemas al cambiar su composición y cobertura vegetal; por ejemplo, Simard y otros (2012) mencionan que el albedo en la tundra de Alaska se ha reducido por el recambio de la vegetación de la tundra por arbustos invasores los cuales, al ser micorrízicos, excluyen a los otros no micorrízicos.

Micorrizas en ecosistemas tropicales

La MAr domina en bosques tropicales, donde el recambio de carbono es más rápido y el P es el elemento limitante (Alexander, 1989). En cambio, la ECM abunda en los bosques boreales y templados, donde el intercambio de carbono es lento y el N es el elemento limitante del crecimiento vegetal. Antes se pensaba que las ECM eran raras en los sistemas tropicales (Alexander, 2006; Janos, 1996). No obstante, algunos taxones de plantas forman ECM en los ecosistemas paleotropicales y neotropicales (Alvarez-Manjarrez *et al.*, 2018; Corrales *et al.*, 2016; Haug *et al.*, 2005; Henkel *et al.*, 2002; Tedersoo *et al.*, 2010).

De hecho, al inicio de la primera década del 2000 en adelante, se ha reconocido la importancia de la formación de ectomicorrizas en los ecosistemas tropicales (Verbeken y Buyck, 2002), donde los hongos se asocian con diversas especies de plantas en África, como Fabaceae subfamilia Caesalpinoideae (Néré *et al.*, 2014), Sapotaceae y Dipterocarpaceae (Diedhiou *et al.*, 2014), en Asia, como Dipterocarpaceae (Peay *et al.*, 2010, 2015), y en Sudamérica, como Dipterocarpaceae (Smith *et al.*, 2013), Caesalpinoideae (Henkel *et al.*, 2005) y Nyctaginaceae (Tedersoo *et al.*, 2010). En estos estudios se ha visto que las selvas altas perennifolias monodominantes, es decir, bosques donde una especie de árbol comprende más del 60% del área basal del follaje, están dominados por hospederos ectomicorrízicos (Corrales *et al.*, 2016; Henkel *et al.*, 2005; Mayor y Henkel, 2006; Torti *et al.*, 2001). Entre los linajes de hongos ECM que se encuentran en los bosques tropicales están */russula-lactarius*, */tomentella-thelephora*, */boletus* y */tricholoma*, siendo los más abundantes los dos primeros (Diedhiou *et al.*, 2014; Haug *et al.*, 2005; Peay *et al.*, 2015; Pölme *et al.*, 2017).

Selva baja caducifolia

Del 40% de todas las selvas a nivel mundial, el 42% son selvas bajas caducifolias (Murphy y Lugo, 1986). Al igual que las selvas altas perennifolias, la selva baja caducifolia (SBC) es un ambiente

amenazado; sin embargo, se encuentra en mayor peligro que éstas debido a los pocos esfuerzos dedicados para su conservación (DRYFLOR, 2016; Miles *et al.*, 2006; Trejo y Dirzo, 2000).

La SBC se caracteriza por crecer en suelos fértiles y tener una marcada temporalidad de lluvias y seca. La temporada seca dura alrededor de cinco a ocho meses, por lo que se precipita de entre 700 y 1200 mm de agua por año. La vegetación puede alcanzar alturas de entre 5 y 15m, siendo las más frecuentes de 8 a 12m, por lo que cuenta con un follaje más cerrado que los pastizales. En el periodo de sequía, la mayoría de las plantas pierden sus hojas, reverdeciendo en la temporada de lluvias. Otra característica notable de la vegetación es que muchas especies no poseen hojas y flores al mismo tiempo, por lo que al final o mediados de la época de secas florecen (DRYFLOR, 2016; Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990; Miranda y Hernández-X, 1963; Rzedowski, 2006).

Los troncos de los árboles generalmente tienen formas retorcidas, se ramifican a corta altura o casi desde la base y son delgados (su diámetro es menor a 50 cm), sus copas son poco densas y abiertas y algunas especies poseen troncos huecos (Pennington y Sarukhán, 2005; Rzedowski, 2006). Estas características no los hacen propicios para la explotación forestal a gran escala, aunque se han registrado aprovechamientos locales, por ejemplo, para la construcción, combustible o forraje (Pennington y Sarukhán, 2005), de la corteza de algunas leguminosas como fuente de taninos para la curtiduría (Rzedowski, 2006) y de las hojas para la obtención de veneno para la pesca (Janzen, 1970).

Murphy y Lugo (1986) hipotetizaron que algunas poblaciones humanas prefieren vivir en lugares secos y húmedos, como la SBC. Entre las principales características favorables para el establecimiento de las poblaciones está la baja altura de los árboles, que facilita la tala; la baja frecuencia de las enfermedades en comparación de las zonas húmedas; y la poca lixiviación, del suelo. Es por esto que las principales amenazas para este ambiente son el crecimiento poblacional, la agricultura, la ganadería y el calentamiento global (Miranda y Hernández-X, 1963; Murphy y Lugo, 1986). De hecho, recientemente se ha registrado que el aumento de los huracanes de categorías 4 y 5 puede tener efectos negativos en este ecosistema a largo plazo en la vegetación y el suelo, entre otros factores (Renton *et al.*, 2018; Tapia-Palacios *et al.*, 2018).

En el 2006, Miles y colaboradores reportaron que en el mundo permanece un total de 1 048 700 Km² de SBC, con dos áreas extensas en Sudamérica, aún poco fragmentadas: en el noreste de Brasil y en el sureste de Bolivia. Otras áreas de menor extensión están en Indochina central, en la península de Yucatán, en México, y en la parte noreste de Venezuela y Colombia. Así, la extensión de bosque remanente se distribuye con el 54.2% en Sudamérica, 12.5% en Norteamérica y América central, 13.1% en África y el 16.4% en Eurasia. Del área remanente mundial, 299 100 Km² estaban bajo protección oficial, encontrándose el 71.8 % en Sudamérica (DRYFLOR, 2016; Miles *et al.*, 2006). Sin embargo, los lugares con mayor deforestación están en Latinoamérica, región en la que las áreas de conservación varían considerablemente entre países (DRYFLOR, 2016; Janzen, 1988; Miles *et al.*, 2006).

En México, este ecosistema se localiza entre los 0 y los 1900 msnm. En este intervalo, los factores ambientales que determinan la distribución de la SBC es la temperatura media anual que varía de

20 a 29°C, una precipitación media anual de 300 a 1200 mm, y un clima Aw (tropical con periodo seco en invierno), aunque también hay algunos sitios con clima BS (mediterráneo seco) y Cw (templado seco en invierno). A pesar de que las características edáficas son bastante variables, hay una predominancia de suelos someros, pedregosos, arenosos o arcillosos con un fuerte drenaje superficial, como las laderas de los cerros (Miranda y Hernández-X, 1963; Pennington y Sarukhán, 2005; Rzedowski, 2006).

En el país, más del 60% del área total de la vegetación tropical es de vegetación de SBC (Trejo y Dirzo, 2000). Se estima que este tipo de vegetación originalmente llegó a cubrir el 14% del territorio nacional (Rzedowski, 2006; Trejo y Dirzo, 2000); no obstante, en 1990 se reportó que sólo el 27% del área original permanecía intacta (3.7% del territorio nacional). Este tipo de vegetación tiene el 20% de diversidad de toda la flora nacional, del cual el 60% son endemismos (Rzedowski 1991), además de ser una de las diversidades florísticas más altas del Neotrópico (DRYFLOR, 2016); sin embargo, ha sido altamente degradada o talada (Trejo y Dirzo, 2000). En los últimos trabajos su fragmentación es más evidente (figura 2; Pennington y Sarukhán, 2005). La extensión actual de la SBC ocupa la vertiente del Pacífico, desde Sonora hasta Chiapas, incluyendo Baja California Sur; y la vertiente del Golfo, donde se encuentra en el sur de Tamaulipas y San Luis Potosí, con un remanente en el centro de Veracruz y un extenso parche en la península de Yucatán (figura 2; Miranda y Hernández-X, 1963; Pennington y Sarukhán, 2005; Rzedowski, 2006).

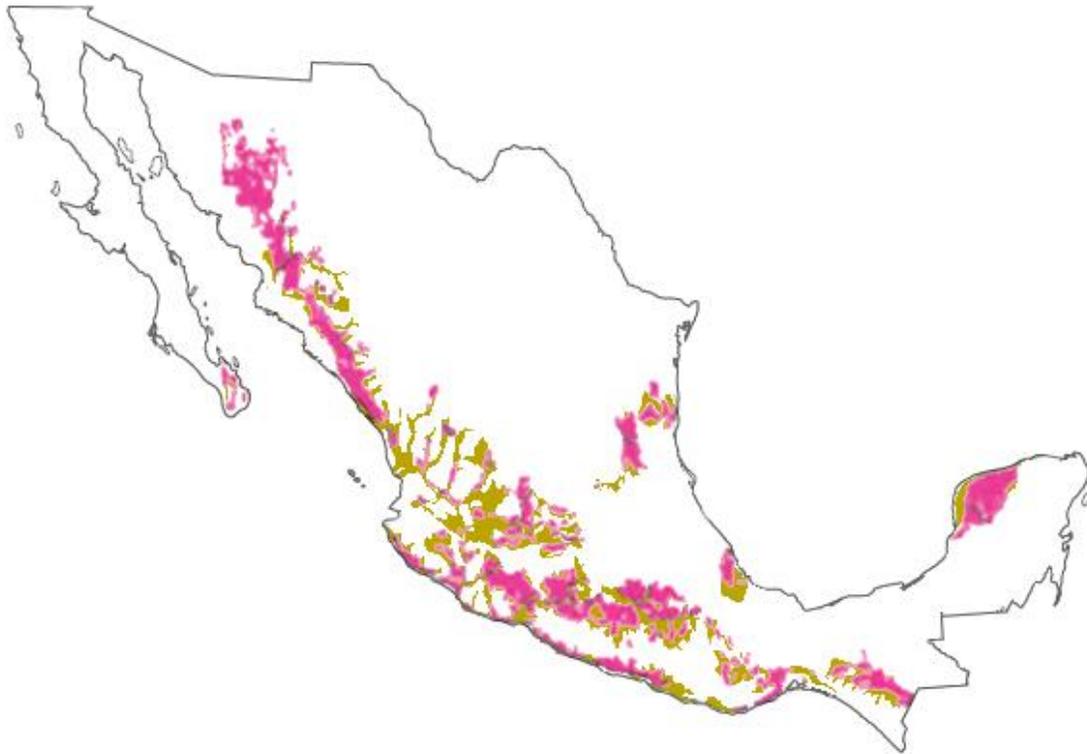


Figura 2. Superposición de la distribución de la selva baja caducifolia. En color mostaza la extensión original (Rzedowski, 1990); en color rosa la registrada en el 2005 (Pennington y Sarukhán 2005).

ANTECEDENTES

MAR y ECM en selvas bajas de México

En México se han estudiado poco la ECM en la SBC, por lo que hay pocas especies de hospederos y hongos ectomicorrízicos registradas. En la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, recientemente se encontró que existe una gran diversidad de hospederos con ECM y unas cuantas especies de hongos simbiosntes (Alvarez-Manjarrez *et al.*, 2018). En total se hallaron 19 especies de hospederos de hongos ectomicorrizógenos pertenecientes a las familias Achatocarpaceae, Araliaceae, Fabaceae, Moraceae, Nyctaginaceae, Polygonaceae y Sapotaceae, siendo los principales hospederos *Guapira petenensis* y *Achatocarpus gracilis*, con nueve y siete hongos ectomicorrízicos, respectivamente; mientras que los géneros de los hongos simbiosntes más abundantes son *Tremelloscypha*, *Clavulina*, *Thelephora* y *Tomentella*.

En lo que respecta a la MAR, Varela y Trejo (2001) estimaron que sólo se han explorado 11 de los 32 estados de la República Mexicana. De esos trabajos, la mayoría se han realizado en los ecosistemas tropicales, húmedos y secos, en agroecosistemas y en invernaderos (Montaño *et al.*, 2012). En el 2012, Montaño y colaboradores reportaron un total de 95 especies de hongos micorrizógenos arbusculares (41% del número de especies mundial), de las cuales 28 provienen de estudios en ecosistemas naturales (principalmente de la SBC), 21 de agroecosistemas y 46 de ambos. Recientemente, Chimal-Sánchez y colaboradores (2016) describieron 104 especies de hongos arbusculares (44% a nivel mundial). Este número de especies puede seguir creciendo debido a la alta diversidad de plantas vasculares y ecosistemas en el país (Montaño *et al.*, 2012; Chimal-Sánchez *et al.*, 2016).

En la SBC, 60 especies de plantas formadoras de MAR han sido descritas en tres lugares: Chamela, Jalisco (Allen *et al.*, 1998; Huante *et al.*, 1993; Rincón *et al.*, 1993); El Edén, Quintana Roo (Allen *et al.*, 2003; Allen *et al.*, 2005b) y Nizanda, Oaxaca (Guadarrama *et al.*, 2007), encontrándose comúnmente los géneros de hongos micorrizógenos arbusculares *Glomus*, *Gigaspora*, *Acaulospora* y *Scutellospora* en plantas como *Cordia*, *Opuntia*, *Caesalpinia*, entre otros.

En particular, en Oaxaca, Guadarrama y colaboradores (2007) registraron 25 especies de hongos micorrizógenos arbusculares en dos sitios con SBC, un sitio no perturbado dominado por *Justicia caudata* y el otro sitio de vegetación secundaria dominado por *Melochia tomentosa*, *Senna holwayana* y *Mimosa tenuiflor*. De las 25 especies de hongos registrados, 12 son del sitio natural y 24 de la vegetación secundaria. En conjunto, estas especies pertenecen a las familias Glomeraceae, Acaulosporaceae, Gigasporaceae y Entrophosporaceae, siendo las familias Appendicisporaceae y Pacisporaceae exclusivas de la vegetación secundaria. Además, en la reserva de la biósfera Tehuacán-Cuicatlán, que abarca desde el estado de Puebla al de Oaxaca, Camargo-Ricalde y colaboradores (2003) registraron el estatus micorrízico arbuscular de 50 especies vegetales del matorral xerófilo y la SBC, entre las que se encontraron las familias Asteraceae, Bignoniaceae, Boraginaceae, Cactaceae y Fabaceae.

Sin embargo, en un ambiente dominado temporalmente por una temporada seca, no se conoce a fondo la dinámica de estas dos micorrizas en conjunto. De hecho, los estudios sobre la ECM se han realizado solamente en la temporada de lluvias, por lo que no se sabe si este tipo de asociación está presente y activa en la temporada seca. En comparación, hay un mayor número de trabajos de MAr en ecosistemas secos y bajo condiciones de sequía (Allen *et al.*, 1998; Allen *et al.*, 2005b; Allen, 2007; Camargo-Ricalde *et al.*, 2003; Guadarrama *et al.*, 2014; Högberg, 1989; Montaña *et al.*, 2012). Esos trabajos, realizados en vegetación no alterada, en parcelas abandonadas y sitios recuperados, muestran que algunas especies de hongos arbusculares, como *Glomus* y *Gigaspora*, sí están presentes en esta temporada.

Allen y colaboradores (1998) realizaron una búsqueda de ambos tipos de asociaciones en Chamela a lo largo de un año, encontrando sólo raíces colonizadas por hongos arbusculares. A comparación del anterior trabajo, en la presente tesis se tomarán como base géneros de hospederos ectomicorrízicos potenciales reportados por Alvarez-Manjarrez y otros (2018) en la SBC, algunos ya considerados como micorrízicos (Cuadro 1).

Hospederos micorrízicos potenciales

De acuerdo a las familias vegetales registradas como micorrízicas en la SBC, así como su presencia en la zona de interés, se eligieron siete especies de cuatro géneros: *Achatocarpus gracilis*, *A. oaxacanus*, *A. nigricans*, *Cordia elaeagnoides*, *Coccoloba barbadensis*, *C. liebmannii* y *Ruprechtia fusca*. De estos cuatro géneros, algunas especies ya se ha reportado su estado micorrízico (Cuadro 1).

La familia Achatocarpaceae Heimelr se distribuye por las zonas áridas y semi-áridas desde el sureste de Estados Unidos (Texas), México, El Salvador, hasta Sudamérica (Calderón y Standley, 1944; Martínez-García, 1985; Medina-Lemos, 2009; Soto y Medina, 2002). Consta de sólo dos géneros: *Achatocarpus* Triana, con 16 especies, y *Phaulothamnus* A. Gray, con una especie (Soto y Medina, 2002; Medina-Lemos, 2009). En México hay tres especies de *Achatocarpus* y una de *Phaulothamnus* (Villaseñor, 2016). Del género *Achatocarpus* se eligieron tres especies:

- *A. gracilis* H. Walter se encuentra solamente en el poniente del país, desde Sonora hasta Oaxaca (Anexo 1), y se distribuye hasta Nicaragua (Padilla-Velarde *et al.*, 2006). Es un árbol o arbusto de 3 a 5 m que florece de diciembre a enero. Se distribuye en la SBC y en dunas costeras (Salas-Morales *et al.*, 2007).
- *A. nigricans* Triana se distribuye en la SBC del vertiente del Pacífico, desde Jalisco hasta Chiapas, y en la vertiente del Golfo, desde Tamaulipas hasta Quintana Roo (Anexo 1), llegando a El Salvador (Calderón y Standley, 1944; Villaseñor, 2016). Es un árbol de 6 a 12 m de altura que fructifica en mayo (Salas-Morales *et al.*, 2007; Soto y Medina, 2002).
- *A. oaxacanus* H. Walter es endémica de México, y sólo se registra en Chiapas, Michoacán, Guerrero y Oaxaca (Anexo 1). Es un árbol o arbusto que tiene una altura de 4 a 6 m y fructifica en enero. Su hábitat es la SBC (Salas-Morales *et al.*, 2007).

La familia Boraginaceae Juss. es de distribución cosmopolita en ecosistemas tropicales y templados, con 130 géneros y 2500 especies; en México hay 273 especies de 40 géneros (Lira-Charco y Ochoterena, 2012). *Cordia* L. es un género con una distribución en los trópicos y subtropicos del mundo, encontrándose la mayoría (90%) en el Neotrópico (Lira-Charco y Ochoterena, 2012; Nash y Moreno, 1981). Cuenta con alrededor de 300 especies, de las cuales 38 están en México (Lira-Charco y Ochoterena, 2012); de este género se eligió una especie:

- *C. elaeagnoides* DC es una especie endémica de México que se distribuye en el país por el poniente, desde Sinaloa hasta Chiapas, en el centro, en el Edo. de México y Morelos, y oriente, Quintana Roo (Anexo 1). Un tipo de vegetación en que se registra es la SBC, donde es dominante en laderas y en la cima de lomas de baja altura. Es un árbol caducifolio y tiene una altura de 4 a 20 m, tiene una flor blanca, con diferentes tiempos de floración: de julio a diciembre (Salas-Morales *et al.*, 2007; Pennington y Sarukhán, 2005) o en octubre (Bullock y Solís-Magallanes., 1990). Fructifica de noviembre a febrero (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Pennington y Sarukhán, 2005).

Polygonaceae Juss. es una familia cosmopolita que se distribuye principalmente en los ecosistemas templados, con algunas especies en los trópicos y subtropicos. A nivel mundial, cuenta con cerca de 43 géneros y 1100 especies, encontrándose en México 142 especies de 17 géneros (Castillejos-Cruz y Solano, 2008; Solano y Ayala, 2008). *Coccoloba* P. Browne ex L. es un género Neotropical con entre 120 a 150 especies, 17 de las cuales están reportadas en México. Se eligieron dos especies:

- *C. barbadensis* Jacquin se encuentra generalmente en la vegetación secundaria madura de la selva mediana subperennifolia, dominando en suelos arenosos o arcillosos (Pennington y Sarukhán, 2005). Es un árbol perennifolio de hasta 18 m de alto que florece de enero a agosto y fructifica de julio a noviembre (Castillejos-Cruz y Solano, 2008; Pennington y Sarukhán, 2005). Tiene una amplia distribución por ambas vertientes y el centro de México (Anexo 1) hasta Guatemala, las islas del Caribe (Howard, 1959) y El Salvador (Standley y Calderón, 1944).
- *C. liebmannii* Lindau se encuentra en la vertiente del Pacífico, desde Jalisco hasta Chiapas, y al Este solo en Veracruz (Anexo 1), hasta Sudamérica (Padilla-Velarde *et al.*, 2006). Esta especie es un árbol o arbusto de 1 a 6 m de altura, con su floración de junio a diciembre dando flores verdes, blancas o amarillas (Salas-Morales *et al.*, 2007). En la SBC está reportada como heliófila, es decir, tiene hojas en la temporada de seca y las tira en temporada de lluvias, a diferencia de los otros árboles (Fanjul y Barradas, 1985). Se encuentra en la SBC, el matorral espinoso, sabana y en dunas costeras (Pérez-García *et al.*, 2001, Salas-Morales *et al.*, 2007).

Ruprechtia C.A. Mey. es un género neotropical con una distribución de México hasta Argentina y Uruguay, con excepción de Chile, y tiene su mayor diversidad en Brasil con 17 especies, seguido de Venezuela con 8, y México con 6 (Pendry, 2004). De *Ruprechtia* se eligieron dos especies:

- *R. fusca* Fern. es endémica de México y se encuentra en la SBC y la selva mediana subperennifolia. Es un árbol perennifolio y tiene una altura de 3 a 15 m (Pennington y Sarukhán, 2005). El tiempo de floración y fructificación es diverso, Pennington y Sarukhán (2005) mencionan que florece de octubre a marzo y fructifica de diciembre a abril, Solano y Ayala (2008) mencionan que florece de junio a diciembre y fructifica de junio a noviembre, y Pendry (2004) especifica que las flores masculinas florecen de agosto a enero, las femeninas en enero o septiembre a noviembre y fructifica de octubre a febrero. Su distribución abarca desde el noroeste al suroeste, desde Sinaloa a Chiapas, centro de México, en el Edo. de México, Morelos, Puebla, y en el noreste, desde Veracruz a Tabasco (Anexo1; Solano y Ayala, 2008; Villaseñor, 2016).
- *R. pallida* Standl. Es un árbol de 5 a 7 m de alto. Florece de marzo a abril, con fructificaciones en octubre. Se le encuentra en la SBC, selva mediana subcaducifolia y selva mediana subperennifolia (Salas-Morales *et al.*, 2007; Pendry, 2004). Su distribución abarca el poniente del país, en los que se encuentran los estados de Guerrero, Jalisco y Michoacán (Anexo 1, Villaseñor, 2016).

Cuadro 1. Especies de los cuatro géneros potenciales con reporte de su estado micorrízico.

Género	Especie	Estatus micorrízico	Ecosistema	Referencia
<i>Achatocarpus</i>	<i>A. gracilis</i> *	ECM	SBC	Alvarez-Manjarrez <i>et al.</i> , 2018
	<i>A. oaxacanus</i> *	ND	SBC	ND
	<i>A. nigricans</i> *	ND	SBC	ND
<i>Cordia</i>	<i>C. elaeagnoides</i> *	ND	SBC	ND
	<i>C. alliodora</i>	MAR	SBC	Allen <i>et al.</i> , 1998
	<i>C. curassavica</i>	MAR	Ecotono SBC-matorral xerófilo	Camargo-Ricalde, 2003
	<i>C. ecalyculata</i>	MAR	No especificado	Zangaro <i>et al.</i> , 2003
	<i>C. trichotoma</i>	MAR	No especificado	Zangaro <i>et al.</i> , 2003
<i>Coccoloba</i>	<i>C. barbadensis</i> *	ND	SMSp	ND
	<i>C. liebmannii</i> *	MAR	SBC	Guadarrama <i>et al.</i> , 2014
	<i>C. warmingii</i>	MAR/ negativo para ECM	BA	Andrade <i>et al.</i> , 2000
	<i>C. uvifera</i>	ECM/ con vesículas e hifas, pero no se consideró como MAR	DC	Alvarez-Manjarrez, 2012; Koske <i>et al.</i> , 1992
	<i>C. rosea</i>	ECM	BA	Souza, 2003
<i>Ruprechtia</i>	<i>R. apetala</i>	MAR/sin ECM	SMBp	Fracchia <i>et al.</i> , 2009
	<i>R. fusca</i> *	Negativo para MAR	SBC	Gavito <i>et al.</i> , 2008
	<i>R. laxiflora</i>	No micorrízico	No especificado	Zangaro <i>et al.</i> , 2003
	<i>R. pallida</i> *	ND	ND	ND

Las especies marcadas con (*) son los sujetos de estudio en el presente trabajo. **ND**=sin registros; ECM= ectomicorriza; MAR= micorriza arbuscular; SBC= selva baja caducifolia; SMSp=selva mediana subperennifolia; BA=Bosque lluvioso del Atlántico; DC= duna costera

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar el estatus micorrízico en la temporada seca de ocho especies de árboles de la selva baja caducifolia de la costa de Oaxaca.

Objetivos particulares

Examinar las raíces de especies arbóreas para determinar si forman ectomicorriza o micorriza arbuscular

Caracterizar morfológicamente todas las ectomicorrizas presentes en las raíces

Medir el porcentaje de colonización de micorrización arbuscular

MÉTODO

Área de estudio

La colecta de raíces se realizó en la SBC de la costa oaxaqueña, entre Puerto Escondido y Salina Cruz (figura 3). Las localidades de los sitios de muestreo se obtuvieron de los datos de ejemplares guardados en el Herbario Nacional (MEXU; Anexo 3). El trabajo de campo se realizó del 26 de enero al 2 de febrero del 2016, cuando es la temporada seca. En el tiempo de muestreo se notó que el suelo estaba completamente seco. Los datos de precipitación del SMN muestran un mínimo de 2 meses con 0 mm de agua. Aunque algunas plantas analizadas aún presentaron hojas, ya empezaban a senescer.

El tramo de las Bahías de Huatulco a Salina Cruz pertenece a la Región de Zimatán, una de las regiones con mayor riqueza florística del estado (Salas-Morales *et al.*, 2003). El clima en la planicie costera y los lomeríos cercanos es cálido subhúmedo, con lluvias en verano (Salas-Morales *et al.*, 2003). En general, la progresión de la vegetación en la costa es de escasos manglares alrededor de las lagunas, selva baja espinosa caducifolia (SBEC), selvas bajas y medianas caducifolias (SBC y SMC, respectivamente). Las SBC y SMC son las predominantes (Salas-Morales *et al.*, 2003). Las selvas caducifolias presentan dos alturas: las plantas de la SBC no sobrepasan los 15 m, mientras que a los lugares donde alcanzan hasta los 25 m, se le ha llamado selvas medias caducifolias (Salas-Morales *et al.*, 2003).

En la SBEC dominan *Acacia cochliacantha* Humb. Et Bonpl., *A. farnesiana* (L.) Willd y *Ziziphus amole* (Sessé et Moc.) M.C.Johnst., junto con cactáceas como *Pachycereus pecten-aboriginum* (Engelm. ex S.Watson) Britton et Rose y *Opuntia decumbens* Salm-Dyck. Indistintamente, *Albizia occidentalis* Brandegees, *Bursera excelsa* (Kunth) Engl., *Cordia elaeagnoides* A.DC., *Lonchocarpus constrictus* Pittier, entre otras, se encuentran en la SBC y SMC (Salas-Morales *et al.*, 2003; Salas-Morales *et al.*, 2007).



Figura 3. Área de selva baja caducifolia de la costa del estado de Oaxaca, México, ruta principal recorrida y la localización de los doce puntos de muestreo.

Muestreo

En los sitios de muestreo, localizamos las especies vegetales estudiadas y rastreamos las raíces para asegurarnos que éstas pertenecían al árbol de interés. Para la toma de muestras, se excavó cerca del tronco para encontrar las raíces y se siguieron hasta encontrar las raíces terciarias. Se tomaron las raíces terciarias de tres individuos de la misma especie, mínimo 5 muestras de raíces por individuo. Algunas raíces se colocaron en tubos Eppendorf de 2 mL con alcohol a 96° para la búsqueda de ECM, mientras que para la revisión de micorrizas arbusculares se utilizaron tubos con FAA (Formaldehído, Ácido acético y Alcohol; Hernández-Cuevas *et al.*, 2008).

Las muestras en alcohol se revisaron en el microscopio estereoscópico de la Universidad del Mar (UMAR) campus Huatulco y del Instituto de Biología. Se separaron las puntas de las raíces con apariencia de ectomicorriza y se describieron los morfotipos, utilizándose como referencia la guía de Agerer (1993) y la página Deemy (www.deemy.de; consultada en el 2016). Los morfotipos se separaron por hospedero; cuando la ectomicorriza estaba viva, se hicieron cortes transversales manuales de los morfotipos para las caracterizaciones anatómicas. Se tomaron fotos de los morfotipos y de los cortes.

Para la aclaración de las raíces y revisión de micorrizas arbusculares, se realizó en el Laboratorio de Microcosmos Bioedáfico en el Instituto de Geología. Primero, las raíces se aclararon con KOH al 10% y se metieron en un horno de secado ECOCELL a 60° C; dependiendo de la especie, las muestras tuvieron diferentes tiempos de aclaramiento (Anexo 4). Después, se neutralizó con HCl al 10% para poder enjuagarse con agua corriente, y se les tiñó con azul de tripán al 0.05 % en glicerol. De acuerdo al grado de suberización de las raíces, se trataban con H₂O₂ por 10 a 20 minutos. Posteriormente, diez segmentos longitudinales de raíz se acomodaron de forma perpendicular al portaobjetos y se les fijó con alcohol polivinílico, dejándose secar a temperatura ambiente. Finalmente, se revisaron al microscopio óptico y se tomaron fotos de las estructuras en el Laboratorio de Microscopía Electrónica, en el Instituto de Biología.

Para el conteo en el microscopio se le colocó al portaobjetos una rejilla de 10 segmentos equidistantes cada 2.4 mm para tener cinco intersecciones longitudinales en los diez segmentos, dando un total de 100 campos de observación. Con una posterior observación a 200 aumentos, se registró la estructura que interceptaba con la rejilla. Al final, para cada portaobjetos se calculó el porcentaje de colonización, por medio de la fórmula de Hernández-Cuevas y otros (2008), y se obtuvo el porcentaje promedio de cada hospedero.

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

RESULTADOS

Se recolectaron 151 muestras (47 para el estudio de micorriza arbuscular en FAA y 104 para ectomicorrizas en etanol) de cuatro géneros de plantas. Debido a lo parecido de las especies *Achatocarpus oaxacanus* y *A. nigricans*, se decidió analizar sus datos a nivel de género, denotadas como *Achatocarpus* spp. (figura 4). De algunos árboles se prensaron ejemplares de hojas y frutos y se ingresaron al MEXU (Anexo 4).

Los sitios de muestreo presentaron variaciones ambientales (Cuadro 2). En general, los hospederos no siempre presentaron micorrización, por ejemplo, en el caso de *C. liebmannii*, presentó ectomicorrizas en un sitio a pesar de estar presente en otros sitios (Cuadro 2). La presencia y cantidad de las estructuras arbusculares también variaron con los sitios, por ejemplo, los arbuscúlos en *Achatocarpus* no se encontraron en todos los lugares (Cuadro 2). Cabe resaltar que a pesar de que el suelo estuvo seco y no se encontraron reportes de ninguna lluvia atípica previa al muestreo (datos proporcionados por el Servicio Meteorológico Nacional 2016), muchas raíces presentaron una gran cantidad de hifas y ovillos (e. g. figura 46 D).

Ectomicorrizas

Se encontraron 40 morfotipos de ectomicorrizas en cuatro hospederos (figura 4). Debido a lo seco de las raíces y por ser cortes a mano, en la mayoría de las muestras no se pudo obtener un corte transversal para la observación del manto.

Achatocarpus spp. presentó tres morfotipos (figuras 6-8 ECM; descripción 1-3). Estos presentaron una variación de características desde manto delgado, hialino y liso (e. g. figura 6, descripción 1), a manto evidente, opaco y con abundantes hifas emergentes largas (e. g. figura 8, descripción 3).

En las raíces de *Achatocarpus* aff. *gracilis* se encontraron seis morfotipos ectomicorrízicos (figuras 9-14; descripción 4-9). Todos los morfotipos presentaron un manto delgado, semitransparente u opaco, con hifas emergentes largas o cortas (e. g. figura 10, descripción 5).

Para *C. barbadensis* se hallaron 11 morfotipos ectomicorrízicos (figuras 15 - 25; descripciones 10 - 20) y 19 para *C. liebmannii* (figuras 26 - 44; descripciones 21 - 39). Ambas especies presentaron mantos evidentemente gruesos, algunas ramificadas (e.g. figura 18, descripción 13) y otras con manto en distribución zonal (e.g. figura 34, descripción 29). Individualmente, son los dos hospederos con mayor número de morfotipos ectomicorrízicos (figura 4).

Micorrizas arbusculares

Cinco hospederos presentaron colonización por hongos micorrizógenos arbusculares (figura 4). Adicionalmente, se notó una presencia conspicua de hongos septados oscuros en los hospederos a partir de la revisión de sus raíces aclaradas (Anexo 5).

Los hospederos presentaron un porcentaje promedio de colonización inferior al 30% (figura 4). Las estructuras que se encontraron fueron vesículas, hifas, ovillos y arbuscúlos; sin embargo, para

hacer una evaluación diagnóstica más precisa de las micorrizas arbusculares, se decidió complementar el porcentaje de colonización con un conteo semi cuantitativo de todas las estructuras halladas en las raíces. Con el resultado se calculó la proporción promedio de su presencia en cada género hospedero (figura 5).

La micorrización tipo *Paris* dominó en las muestras, con escasa presencia de tipo *Arum* (figura 5). El género *Achatocarpus* fue el de mayor porcentaje (figura 4) de colonización y de estructuras diagnósticas (vesículas, arbusculos u ovillos e hifas; figura 5), a comparación de los otros hospederos con MAr, siendo este género el único con presencia de arbusculos (figuras 5).

En *Achatocarpus* spp. la micorrización arbuscular presentó un 23.49 % de colonización (figura 4). La colonización arbuscular presentó una morfología en la interfase de transferencia de tipo *Paris* y *Arum* (figura 46). También, algunas raíces estuvieron densamente colonizadas de ovillos (e.g. figura 46D). Además, se le hallaron esporas extraradicales, siendo el único hospedero que presentó esta estructura (figura 45).

En el hospedero *Achatocarpus* aff. *gracilis* se contabilizó un porcentaje de colonización de 28.95 %, por lo que es el género con la mayor colonización de MAr (figura 4). Se encontró una morfología de colonización tipo *Arum* y *Paris* (figura 47) y raíces densamente colonizadas por ovillos.

En las dos especies del género *Coccoloba* no se guardó material para su posterior revisión de micorriza arbuscular. Tampoco al revisar las raíces en busca de ectomicorrizas, no se encontraron indicios de la presencia de hongos arbusculares, como en el caso de *Achatocarpus* y su presencia de esporas extraradicales.

En las raíces de *Cordia* y *Ruprechtia* sólo se encontró micorrización arbuscular. En *Cordia elaeagnoides* se presentó un 16.49% de colonización, únicamente en configuración *Paris* (figura 48^a) y con células auxiliares (figura 48C). *Ruprechtia fusca* presentó un 13.13% de colonización arbuscular (figura 4) de tipo *Paris* (figura 49). El ejemplar revisado de *Ruprechtia* aff. *pallida* presentó colonización arbuscular con un 14.58 % (figura 4), también de tipo *Paris* (figuras 50).

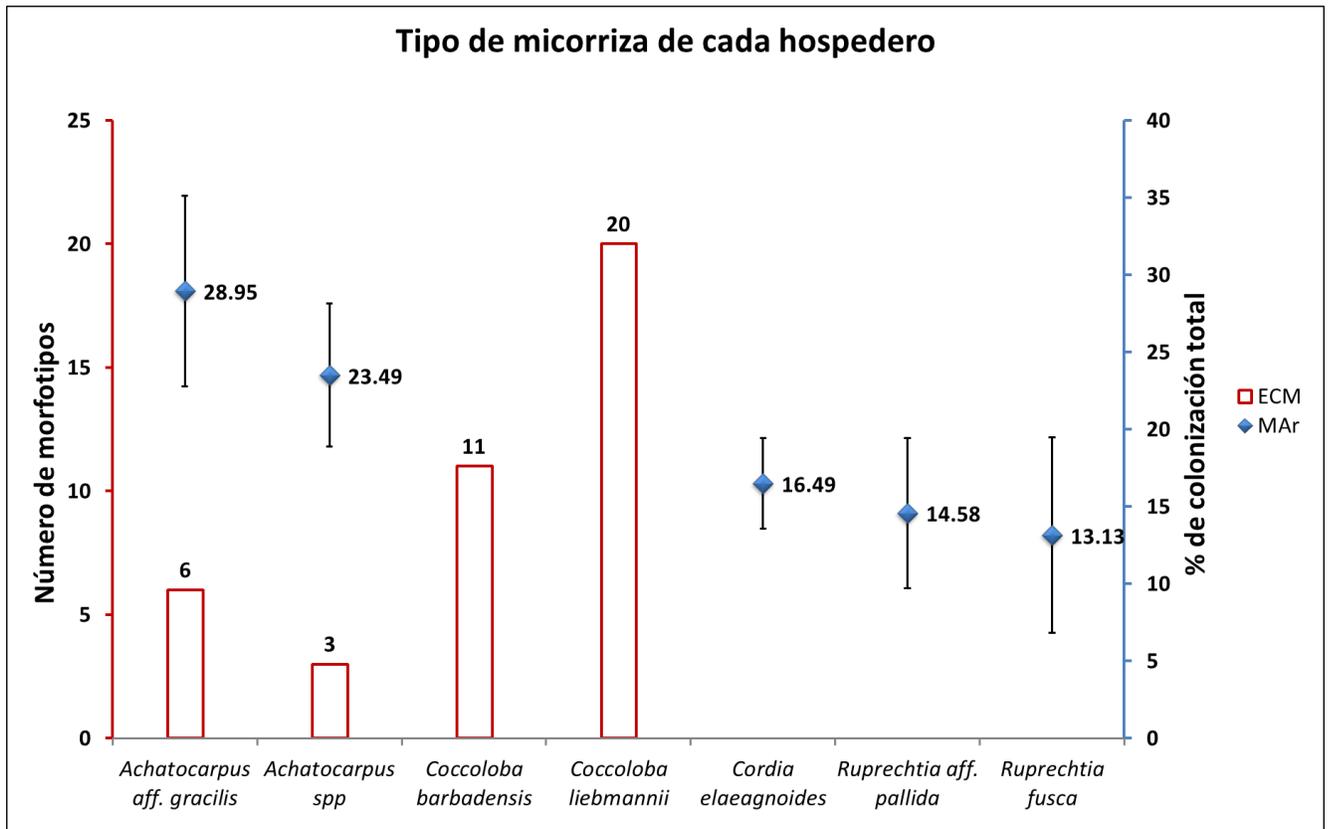


Figura 4. Presencia y/o ausencia de los tipos de micorriza en los hospederos. En rojo el número de morfotipos que presentó la planta; en azul, el porcentaje de colonización. Debido a la similitud morfológica de *A. oaxacanus* y *A. nigricans*, se decidió analizarlas como *Achatocarpus spp*. Las barras representan el error estándar.

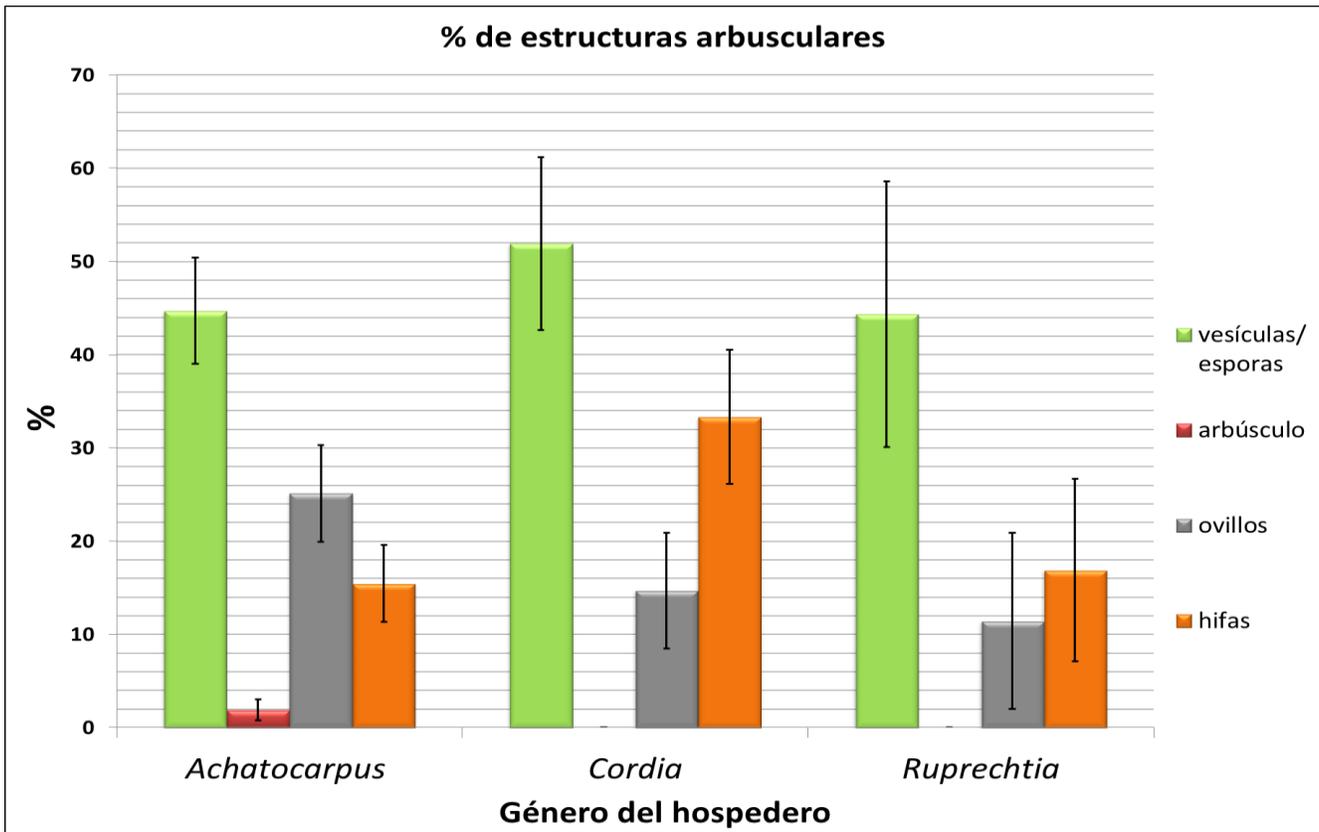


Figura 5. Proporción de las estructuras diagnósticas arbusculares observadas en cada uno de los géneros de hospederos. Las barras representan el error estándar.

Cuadro 2. Descripción de las condiciones de los sitios de muestreo y presencia de los hospederos. Se caracteriza el estado de la vegetación, la textura del suelo, pendiente, relieve y altura de los lugares. Además, se señalan los hospederos muestreados en los lugares y el tipo de micorriza hallada. Entre paréntesis para la MAr se especifica el tipo de estructuras encontradas y su cantidad; mientras que para las ECM, el número de la descripción del morfotipo.

Sitio	Descripción del lugar	Textura del suelo	Pendiente; relieve; altura;	Tipo de micorrización del Hospedero (No. descripción de morfotipo o tipo de estructuras arbusculares encontradas)							
				<i>A. gracilis</i>	<i>Achatocarpus</i> spp.	<i>Cordia elaeagnoides</i>	<i>Coccoloba barbadensis</i>	<i>Coccoloba liebmannii</i>	<i>Ruprechtia fusca</i>	<i>Ruprechtia aff. pallida</i>	
1	Vegetación conservada, pero entre casas y campos de cultivo	Limo seco	Pronunciada; piedemonte; 100-200m			MAr (V C H ₁)					
2	Vegetación ligeramente impactada, con cultivos cercanos	Limo seco	Ligera; piedemonte; 0-100m			MAr (V C H ₁)		X			
3	Vegetación conservada, cercada y contigua a la población	Limo seco	Muy pronunciada; piedemonte; 0-100m	MAr (V ₃ Ar C ₃ H ₁)	MAr (V C ₁ H ₁)	MAr (V ₂ C H Ca)			X		
4	Vegetación perturbada, con árboles de <i>C. elaeagnoides</i> talados	Limo seco	Superficie cumbral de cerro pequeño; 100-200m				ECM (10-20)	ECM (21-39)			

Cuadro 2. Descripción de las condiciones de los sitios de muestreo y presencia de los hospederos. Se caracteriza el estado de la vegetación, la textura del suelo, pendiente, relieve y altura de los lugares. Además, se señalan los hospederos muestreados en los lugares y el tipo de micorriza hallada. Entre paréntesis para la MAr se especifica el tipo de estructuras encontradas y su cantidad; mientras que para las ECM, el número de la descripción del morfotipo.

Sitio	Descripción del lugar	Textura del suelo	Pendiente; relieve; altura;	Tipo de micorrización del Hospedero (No. descripción de morfotipo o tipo de estructuras arbusculares encontradas)							
				<i>A. gracilis</i>	<i>Achatocarpus</i> spp.	<i>Cordia elaeagnoides</i>	<i>Coccoloba barbadensis</i>	<i>Coccoloba liebmannii</i>	<i>Ruprechtia fusca</i>	<i>Ruprechtia aff. pallida</i>	
5	Vegetación a pocos metros de la terracería y semi-conservada	Limo seco	Ligera; lomerío con llanuras; 100-200m		MAr (H ₁)	MAr (V H)					
6	Espacio de aprox. 20 x 25 m con la vegetación original, con alta diversidad de especies, contiguo a campos de cultivo y una zona deforestada sin uso.	Limo seco	Nula; Planicie costera; 0-100m	MAr (V C H)	MAr (V C H)			X		MAr (V ₁ C ₁ H ₁)	
7	Vegetación chapeada, al lado de un pequeño estanque salado y	Arenoso seco	Nula; planicie costera; 0-100m	MAr (V C H ₁)	ECM (1) MAr (V Ar ₁ C H ₁)						

Cuadro 2. Descripción de las condiciones de los sitios de muestreo y presencia de los hospederos. Se caracteriza el estado de la vegetación, la textura del suelo, pendiente, relieve y altura de los lugares. Además, se señalan los hospederos muestreados en los lugares y el tipo de micorriza hallada. Entre paréntesis para la MAr se especifica el tipo de estructuras encontradas y su cantidad; mientras que para las ECM, el número de la descripción del morfotipo.

Sitio	Descripción del lugar	Textura del suelo	Pendiente; relieve; altura;	Tipo de micorrización del Hospedero (No. descripción de morfotipo o tipo de estructuras arbusculares encontradas)						
				<i>A. gracilis</i>	<i>Achatocarpus</i> spp.	<i>Cordia elaeagnoides</i>	<i>Coccoloba barbadensis</i>	<i>Coccoloba liebmannii</i>	<i>Ruprechtia fusca</i>	<i>Ruprechtia aff. pallida</i>
	cercano al mar, por lo que prácticamente es vegetación asociada a dunas costeras									
8	Vegetación semi-conservada, cercano a propiedades privadas y con indicios de ser frecuentado por la gente	Limo seco	Nula; lomerío con llanuras; 0-100m	MAr (V ₁ C ₁)						MAr (V ₂ C ₁ H)
9	Vegetación conservada	Limo seco	Ligera; lomerío con llanuras; cercana a 100m	MAr (V ₁ C H ₁)	MAr (V ₁ Ar ₁ C Ex ₁ H ₁)					MAr (V ₃ H ₁)

Cuadro 2. Descripción de las condiciones de los sitios de muestreo y presencia de los hospederos. Se caracteriza el estado de la vegetación, la textura del suelo, pendiente, relieve y altura de los lugares. Además, se señalan los hospederos muestreados en los lugares y el tipo de micorriza hallada. Entre paréntesis para la MAr se especifica el tipo de estructuras encontradas y su cantidad; mientras que para las ECM, el número de la descripción del morfotipo.

Sitio	Descripción del lugar	Textura del suelo	Pendiente; relieve; altura;	Tipo de micorrización del Hospedero (No. descripción de morfotipo o tipo de estructuras arbusculares encontradas)						
				<i>A. gracilis</i>	<i>Achatocarpus</i> spp.	<i>Cordia elaeagnoides</i>	<i>Coccoloba barbadensis</i>	<i>Coccoloba liebmannii</i>	<i>Ruprechtia fusca</i>	<i>Ruprechtia aff. pallida</i>
10	Vegetación semi-conservada, cercano a manglar; sitio turístico abandonado.	Arenoso y arcilloso	Nula; lomerío con llanuras; 0-100m	ECM (4)	MAr (V ₃ Ar ₁ C ₁ H ₁)			X		
11	Vegetación perturbada, cercana a un camino vehicular y a una ribera	Arenoso	Nula; lomerío, 0-100m	ECM (5-9) MAr (V ₁ C H ₁)	ECM (2) MAr (V ₂ Ar ₁ C ₃ H)					
12	Vegetación ligeramente conservada, cercana a senderos de una zona ecoturística.	Limo seco	Media; piedemonte; 0-100m	MAr (V ₁)	ECM (3) MAr (V ₂ Ar H)					

En las celdas vacías no se encontraron ejemplares vegetales en el sitio. **X** = sin micorriza; **V** = vesículas; **Ar** = arbusculos; **C** = ovellos; **Ex** = esporas extraradicales; **Ca** = células auxiliares. **Subíndices**: cantidad de estructuras **3** = incontable; **2** = ≥ 500; **1** = ≤50

Descripción de morfotipos ectomicorrízicos

Morfotipos en *Achatocarpus*

1.- *Achatocharpus* spp.

Ectomicorriza rota, no ramificada, recta. Células corticales visibles. Superficie del manto visible, manto delgado (figura 6A), semitransparente (figura 6B), liso. Color blanco. Sin rizomorfos.

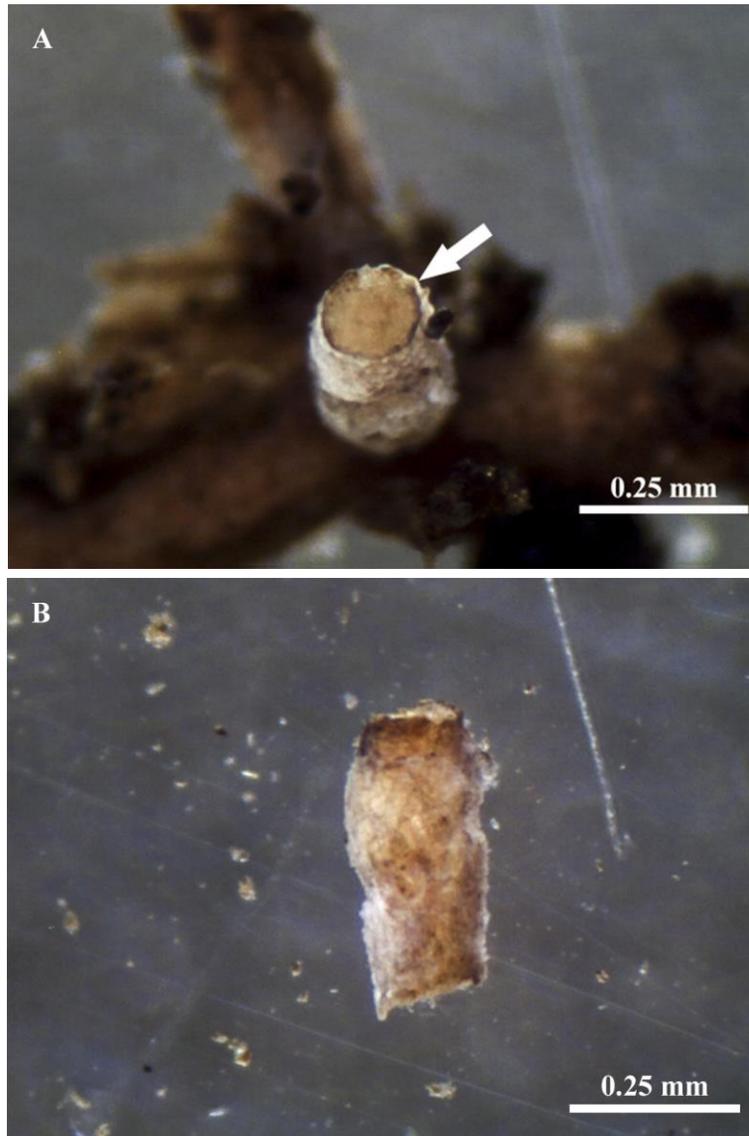


Figura 6. Ectomicorriza de *Achatocarpus* spp. **A)** La flecha señala al manto, donde es evidente su grosor; **B)** Manto semitransparente apreciable.

2.- *Achatocarpus* spp.

Ectomicorriza que cubre desde la mitad de la raíz hasta casi llegar a la raíz principal (figura 7B), irregularmente pinnada, de forma sinuosa, con punta claviforme. Con las células corticales visibles. La superficie del manto es distinguible, opaca, lanosa, con hifas emergentes sin ninguna distribución específica, de longitud mediana a larga y de coloración café oscura. Coloración pardo oscura a negro (figura 7 A y B).

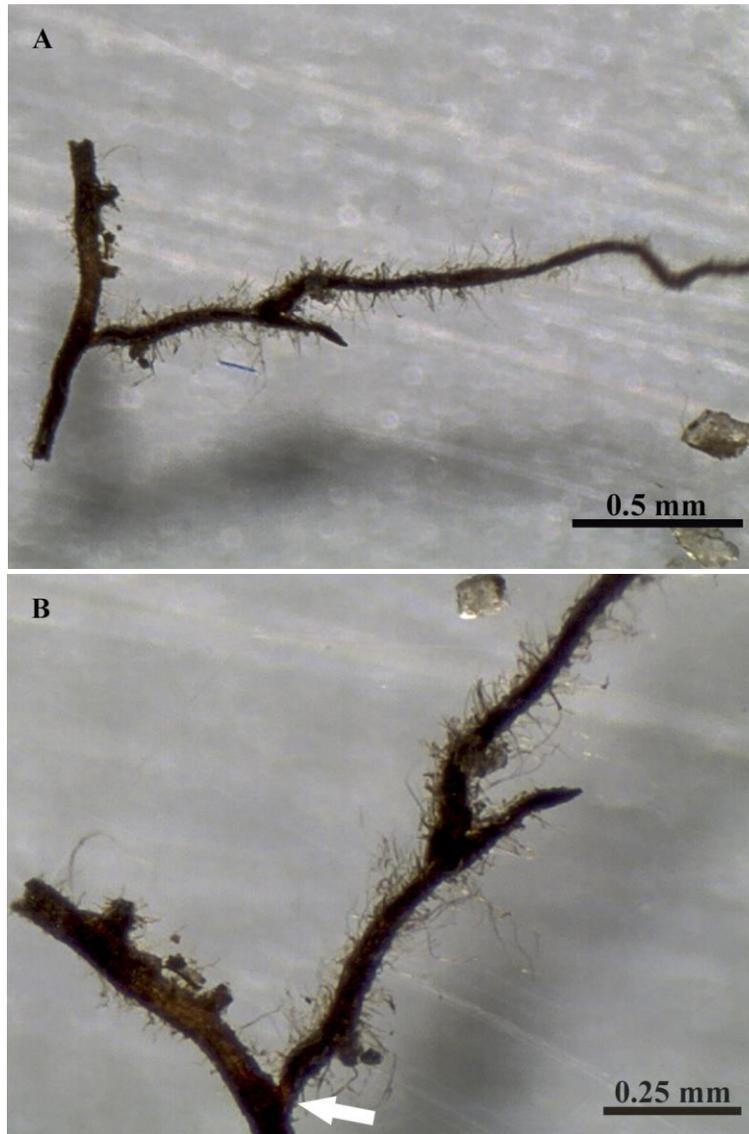


Figura 7. Ectomicorriza de *Achatocarpus* spp. **A)** El hongo cubre la mitad de la punta micorrizada; **B)** se señala la porción proximal de raíz no micorrizada.

3.- *Achatocarpus* spp.

Ectomicorriza no ramificada, sinuosa, con punta redonda no engrosada. La superficie del manto es visible, opaca, fibrosa, con hifas emergentes muy abundantes, con distribución distal (figura 8A) y algunas partículas del suelo (figura 8B). Coloración café dorado. Sin rizomorfos.

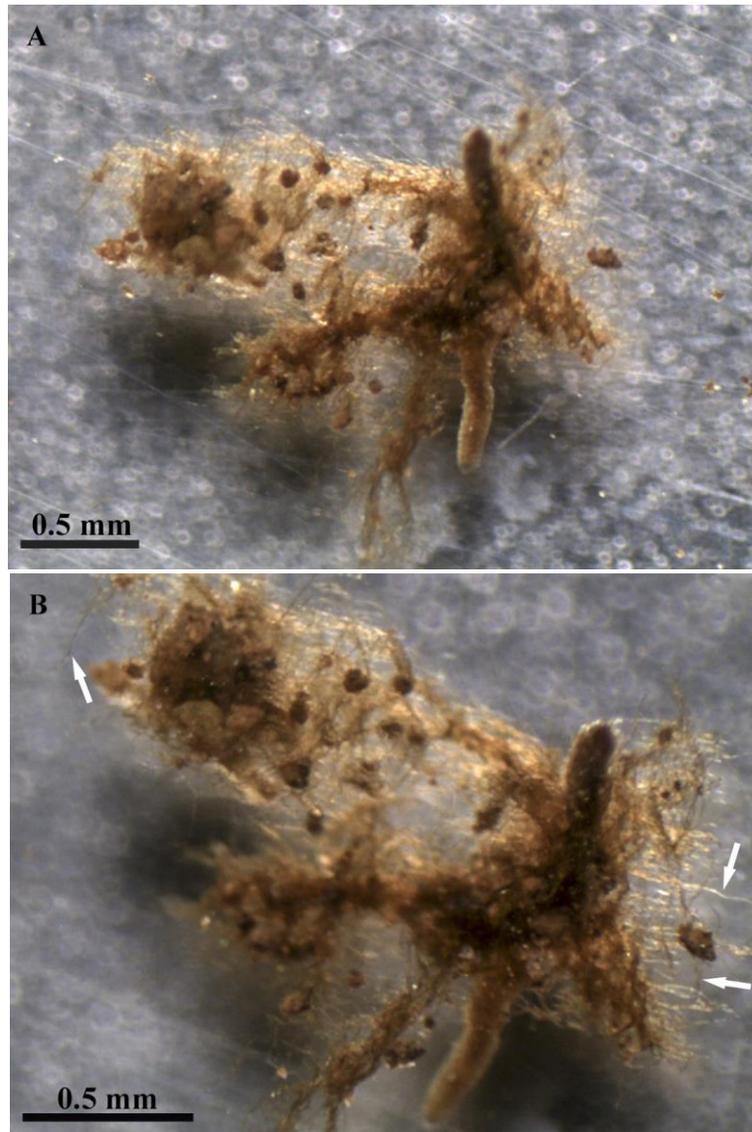


Figura 8. Ectomicorriza de *Achatocarpus* spp. **A)** Foto en la que se aprecia la distribución distal de las hifas emergentes; **B)** Acercamiento en el que se puede apreciar que las hifas son gruesas (flechas).

4.- *Achatocarpus* aff. *gracilis*

Ectomicorriza no ramificada, sinuosa, punta redonda no engrosada (figura 9A). Las células vegetales son visibles debido a que la superficie del manto es semitransparente (figura 9B); la ectomicorriza es levemente hirsuta, con hifas emergentes muy largas en el ápice; color pardusco. No presenta rizomorfos.



Figura 9. Ectomicorriza de *Achatocarpus* aff. *gracilis*. Dos vistas de las hifas emergentes: **A)** Vista transversal de la punta ectomicorrizada; **B)** Vista longitudinal, la flecha señala al manto delgado y semi transparente.

5.- *Achatocarpus* aff. *gracilis*

Ectomicorriza no ramificada, curvada, ápice romo o posiblemente trunco. Con las células corticales sutilmente visibles en algunas partes. Manto color negro con hifas emergentes largas y medianas a lo largo de la ectomicorriza, algunas negro-rojizas (figura 10). Sin rizomorfos.

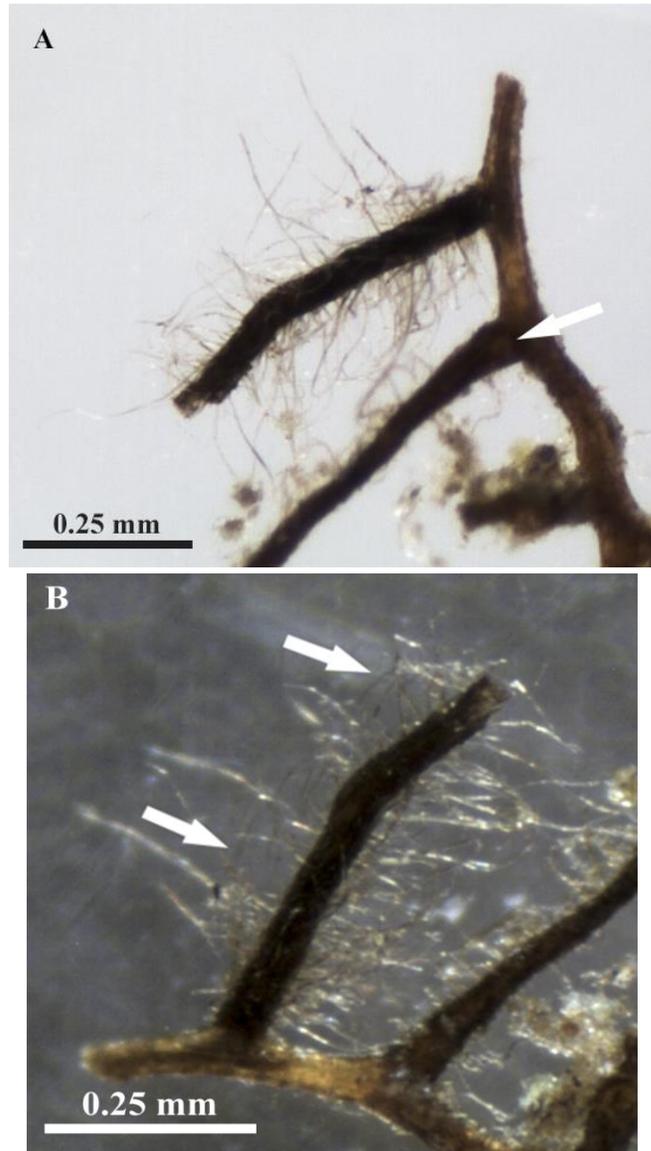


Figura 10. Ectomicorriza de *Achatocarpus* aff. *gracilis*. **A)** Diferencia de la opacidad entre la micorriza y la raíz. La flecha señala las células corticales visibles a través del manto; **B)** Hifas emergentes con longitud variable. Señaladas con flechas blancas algunas hifas oscuras.

6.- *Achatocarpus* aff. *gracilis*

Ectomicorriza no ramificada, sinuosa, con el ápice romo. Con las células corticales visibles. Superficie del manto visible, lanuda, con hifas emergentes gruesas y largas en parte proximal y muy largas en la parte apical; color castaño oscuro a negro. Sin rizomorfos. (figura 11)



Figura 11. Ectomicorriza de *Achatocarpus* aff. *gracilis*. Vista general (A) y acercamiento (B) de la ectomicorriza donde se observa la forma sinuosa, la diferencia de tamaño de las hifas emergentes y su distribución, así como el sustrato pegado a las hifas emergentes (flecha).

7.- *Achatocarpus* aff. *gracilis*

Ectomicorriza no ramificada, curvada en forma de garra, punta estrecha. La superficie del manto visible, opaca, lanosa, con infrecuentes hifas emergentes largas sólo en la parte proximal; color negro. Sin rizomorfos. (figura 12)



Figura 12. Ectomicorriza de *Achatocarpus* aff. *gracilis*. Vista general de la micorriza, donde se observa la forma de gancho, la ausencia de hifas emergentes y su color oscuro a comparación de la raíz.

8.- *Achatocarpus* aff. *gracilis*

Ectomicorriza no ramificada, tortuosa, con punta claviforme. La superficie del manto es visible, no transparente, color negro, muy lanosa, abundantes hifas emergentes muy largas y gruesas, excepto en la parte apical, algunas hifas de coloración rojiza. Sin rizomorfos (figura 13).

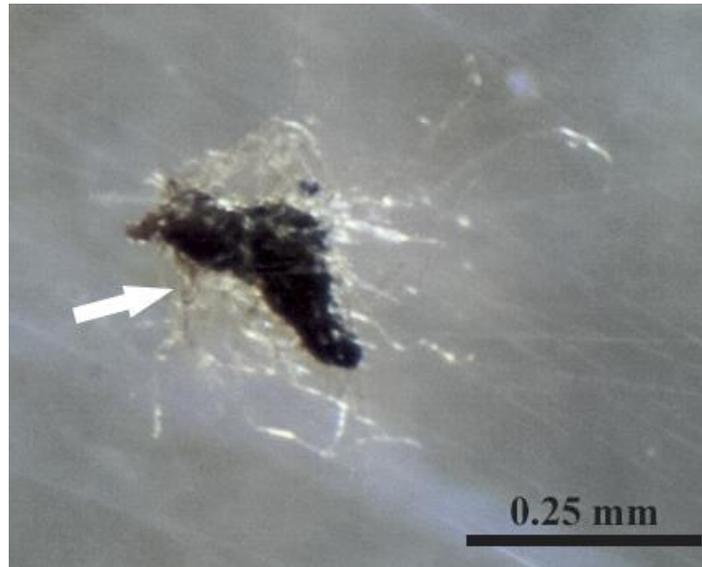


Figura 13. Ectomicorriza de *Achatocarpus* aff. *gracilis*. Vista general donde es apreciable la cantidad de hifas, algunas hifas rojizas (flecha).

9.- *Achatocarpus* aff. *gracilis*

Ectomicorriza no turgente, no ramificada, totalmente recta, con la punta ensanchada y lanceolada. Con la superficie del manto visible, opaca, prácticamente lisa con infrecuentes hifas emergentes cortas concentradas cerca de la parte apical. Color negro. Sin rizomorfos (figura 14).

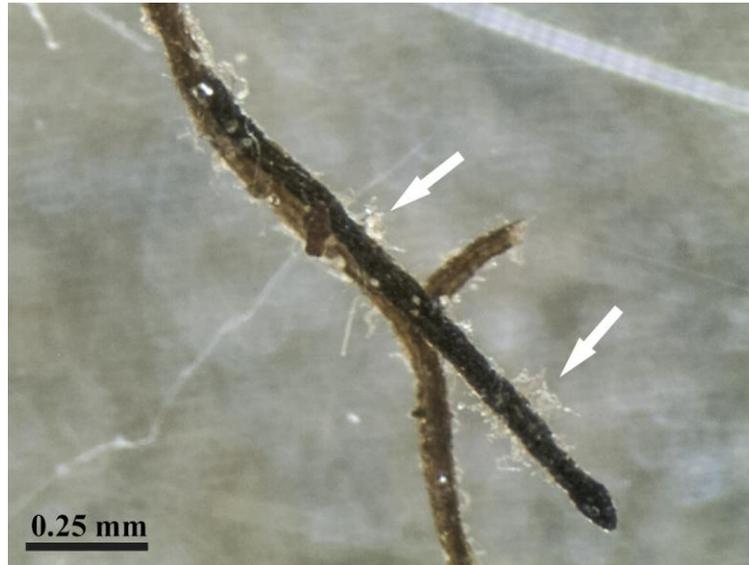


Figura 14 . Ectomicorriza de *Achatocarpus* aff. *gracilis*. Se aprecia la forma lanceolada de la punta, la agrupación de las hifas emergentes (flechas), y la forma recta de la ectomicorriza.

Morfotipos en *Coccoloba barbadensis*10.- *C. barbandensis*

Ectomicorriza no ramificada, sinuosa, con punta redonda no engrosada; superficie del manto visible no transparente, ligeramente algodonosa, con hifas emergentes distribuidas por zonas: largas en las partes distal y proximal, y cortas en la parte central (figura 15A). Color marrón a marrón oscuro.

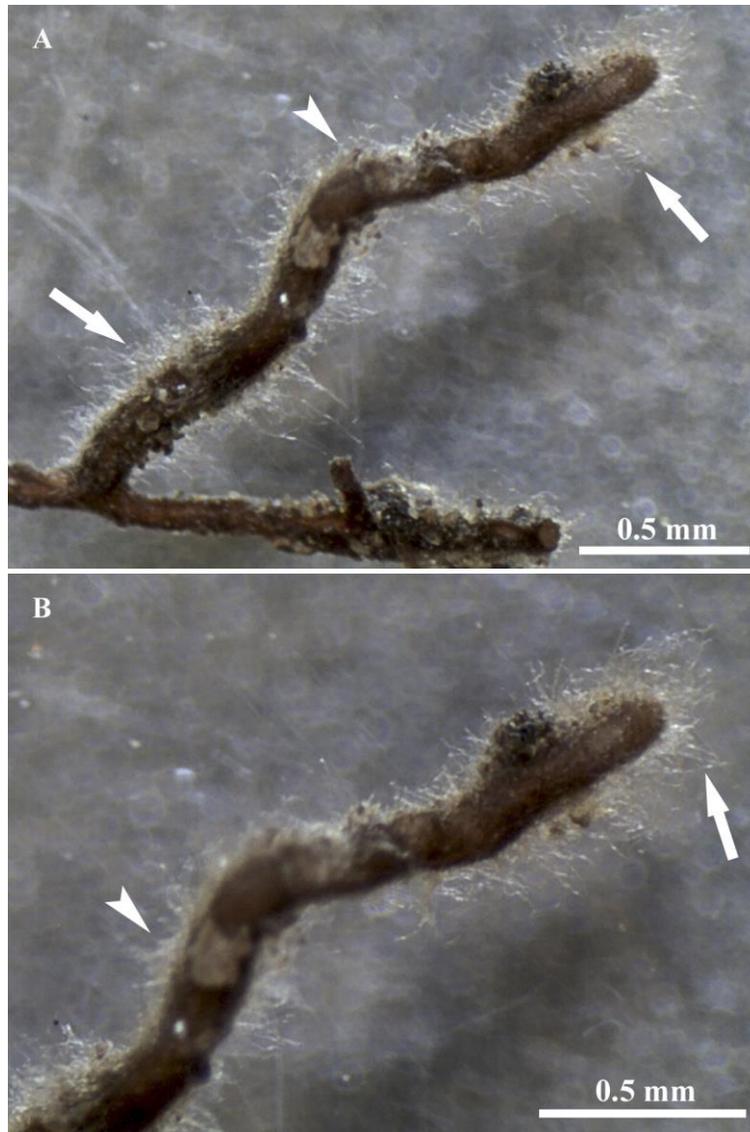


Figura 15. Ectomicorriza de *C. barbandensis*. **A)** Zonas de hifas emergentes largas (flechas) y cortas (punta de flecha. **B)** Acercamiento, donde se distingue la longitud de las hifas cortas (punta de flecha) y largas (flecha).

11.- *C. barbadensis*

Ectomicorriza no ramificada, ligeramente ondulada, punta redonda no engrosada. La superficie del manto es visible, opaca, sutilmente algodonosa con partículas del suelo, algunas partes lisas (figura 16B). Las hifas emergentes tienen longitud media en la parte proximal y se acortan hacia la punta (figura 16A). Color marrón con algunas partes café claro. Sin rizomorfos (figura 16).



Figura 16. Ectomicorriza de *C. barbadensis*. **A)** Vista general, donde es evidente la forma digital y las hifas emergentes largas (flecha) y cortas (punta de flecha); **B)** Parte del manto lisa (punta de flecha).

12.- *C. barbadensis*

Ectomicorriza no ramificada, recta, claviforme con punta estrecha. El manto es visible, opaco, algodonoso, con abundantes hifas emergentes largas hialinas, ausentes en la parte extrema proximal, con hifas de exploración (figura 17A) y algunas son pardas oscuras (figura 17B). Color castaño oscuro. Sin rizomorfos.

Las hifas emergentes del manto tienen superficies lisas y son de formas sinuosas, algunas con ramificación aguda cercana al septo; fíbulas presentes; células con la punta oval, no ramificada y con pared refringente, gruesa y de espesor uniforme (figura 17 C, D); con aparente coloración oscura (figura 17 C).

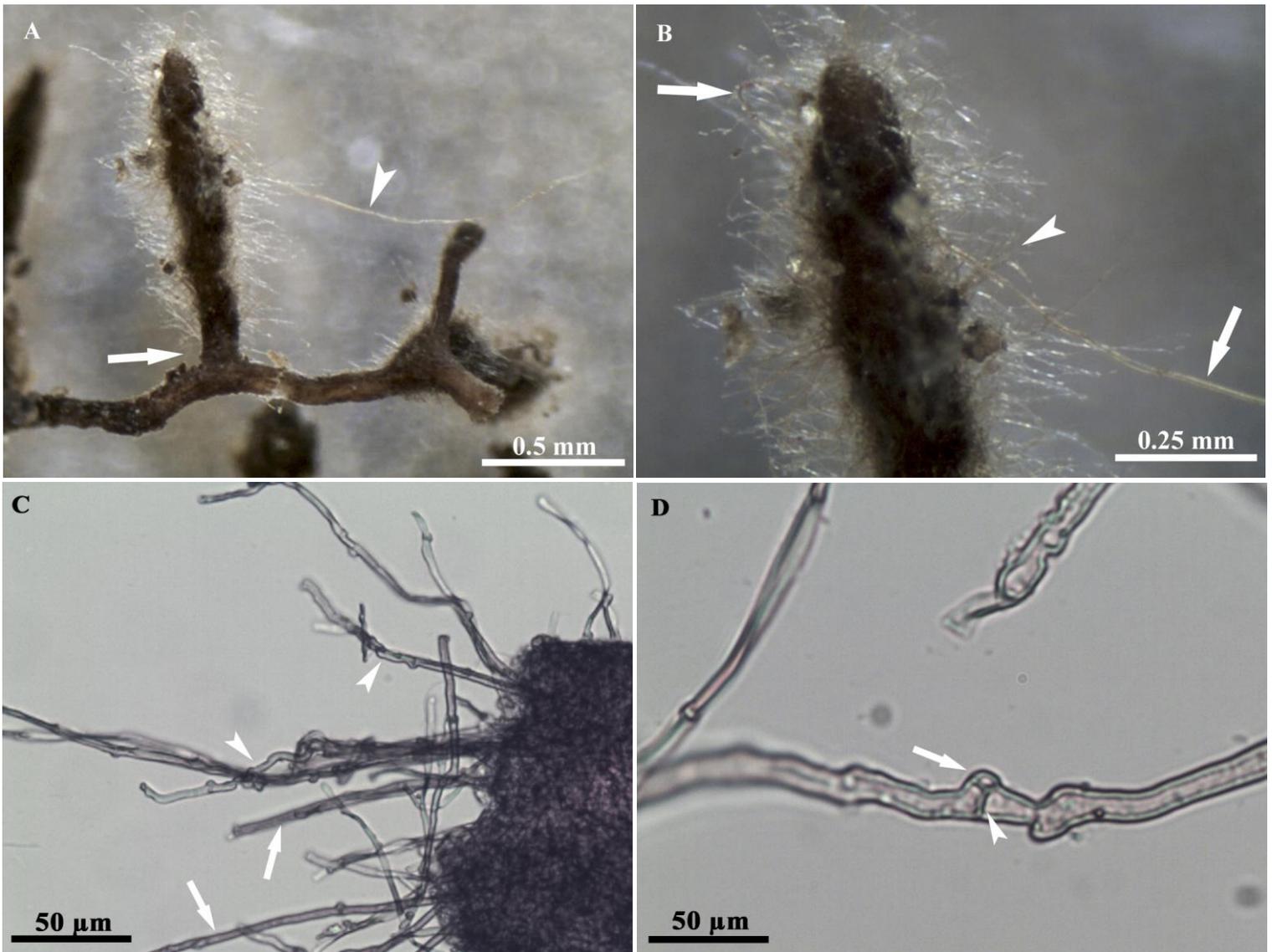


Figura 17. **A y B)** Ectomicorriza donde se aprecian las hifas gruesas de exploración (punta de flecha) y la parte distal sin hifas emergentes (flecha). **C)** hifas con forma recta (flechas) y sinuosa (puntas); **D)** hifa con septo (punta), fibulada (flecha) y refringente.

13.- *C. barbadensis*

Ectomicorriza con ramificación dicotómica irregular, que se ramifica nuevamente, sinuosa, con puntas claviformes y redondas; manto visible, opaco, con abundantes hifas emergentes distribuidas por zonas (figura 18A), de longitud corta a media y algunas con coloración parda; color negro. Sin rizomorfos

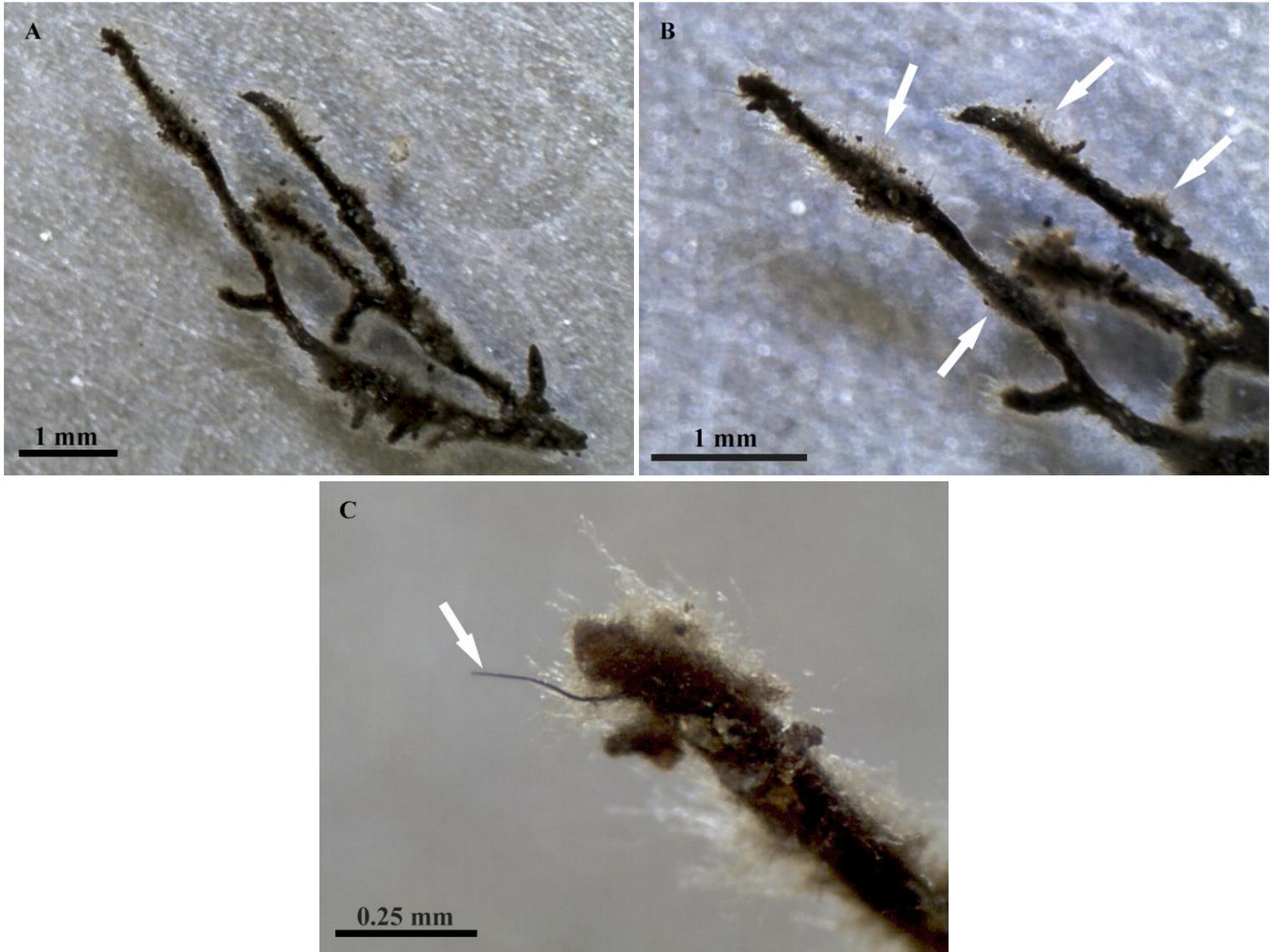


Figura 18. Ectomicorriza de *C. barbadensis*. **A)** Panorámica de la micorriza. **B)** Acercamiento donde se ve la zonación de las hifas emergentes (flechas). **C)** Aparente hifa gruesa en la punta.

14.- *C. barbadensis*

Ectomicorriza no ramificada, recta, con la punta estrecha (figura 19A). La superficie del manto es opaca, semitransparente solamente en la punta (figura 19B), reticulada, sutilmente fibrosa. Color café claro, con la parte proximal marrón oscuro. Sin rizomorfos (figura 19).

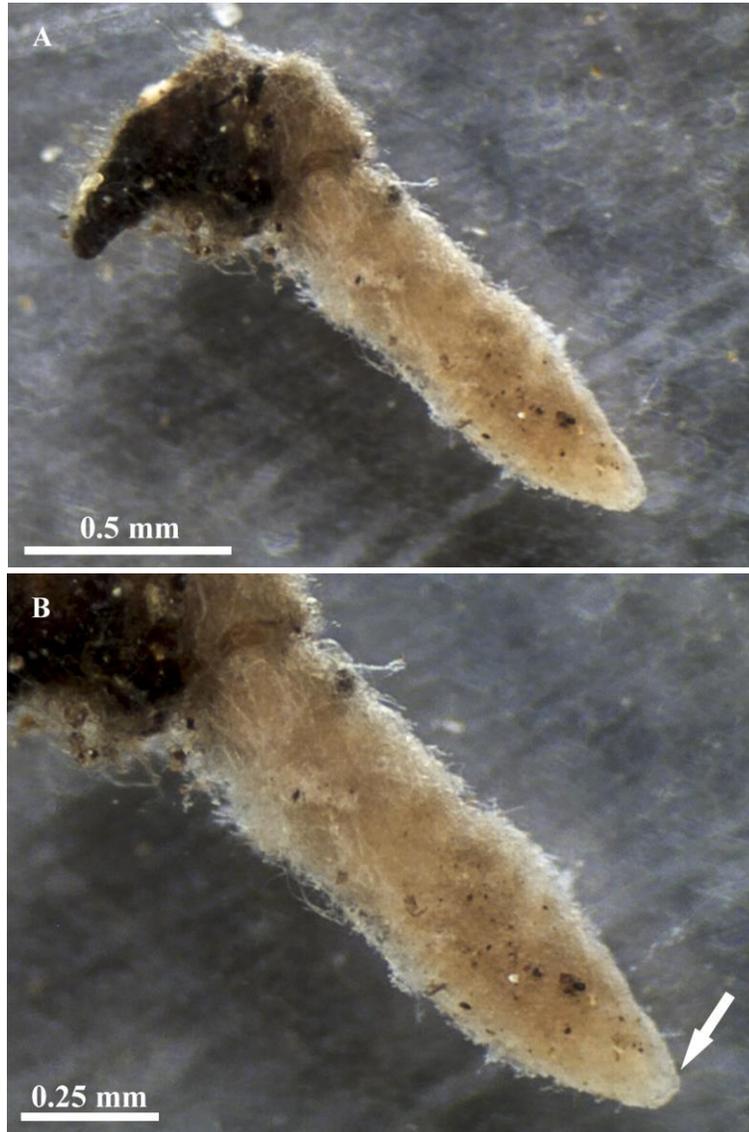


Figura 19. **A)** Vista completa de la micorriza de *C. barbadensis*; **B)** acercamiento en el que se aprecia mejor la parte transparente en la punta (flecha).

15.- *C. barbadensis*

Ectomicorriza no ramificada, sinuosa, con punta estrecha. La superficie del manto es visible, opaca, algodonosa, con abundantes hifas emergentes largas entramadas a lo largo de la micorriza, más abundantes en la parte distal. Color pardo ocre, la punta es totalmente blanca. Sin rizomorfos (figura 20).

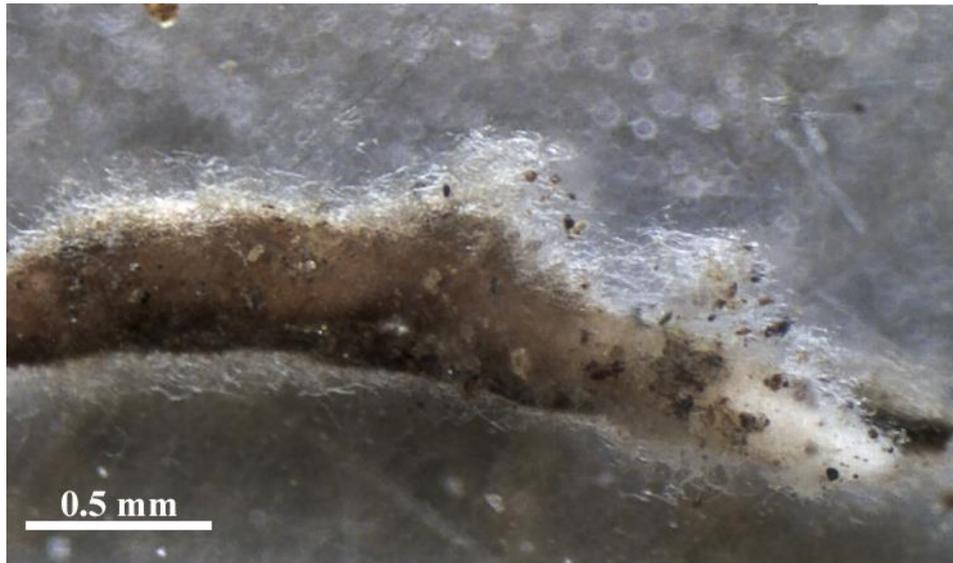


Figura 20. Ectomicorriza de *C. barbadensis*, se aprecia la coloración café y la punta blanca. También, se distingue la superficie algodonosa y la cantidad de hifas largas entramadas.

16.- *C. barbadensis*

Ectomicorriza monopodial pinnada, de forma sinuosa a ligeramente tortuosa, con puntas sutilmente estrechas y digitiformes (figura 21 A). La superficie del manto es visible, opaca, algodonosa con algunas partículas del suelo. Algunas ramificaciones tienen hifas emergentes de longitud media (figura 21C) y otras tiene hifas cortas (figura 21B, D). En las ramificaciones hay una graduación de color de la parte proximal a la punta de café a café claro blanquecino, mientras que la parte principal de la micorriza es color marrón (figura 21A). Sin rizomorfos.



Figura 21. **A)** Vista completa de la ectomicorriza ramificada de *C. barbadensis*; **B)** acercamiento a la parte apical donde se observa la presencia de hifas emergentes cortas (flecha); **C)** ramificaciones de la parte media con hifas de longitud media (punta de flecha); **D)** acercamiento a la ramificación de la parte posterior, también se presentan hifas emergentes cortas (flechas).

17.- *C. barbadensis*

Ectomicorriza no ramificada, con forma doblada y recta, ligeramente ondulada, con la punta estrecha. La superficie del manto es visible, opaca, hirsuta con partículas del suelo, hifas emergentes largas y cortas, sin ninguna distribución específica, con coloración parda. Sin rizomorfos (figura 22).



Figura 22. Vista general de la ectomicorriza de *C. barbadensis*. Se puede apreciar cómo se estrecha gradualmente hacia la parte apical. Las hifas emergentes presentan coloración parda (flecha blanca) y de longitud corta (punta de flecha) a larga (flecha negra).

18.- *C. barbadensis*

Ectomicorriza no ramificada, sinuosa, con punta roma. Con la superficie del manto visible, opaca, lanosa, con hifas de coloración café obscuro, en la parte proximal las hifas son de longitud media a larga y de forma recta, con algunas de forma tortuosas (figura 23A, C), mientras que en la parte apical son de longitud corta y forma tortuosa (figura 23A, B). Coloración parda oscura a negro. Sin rizomorfos.

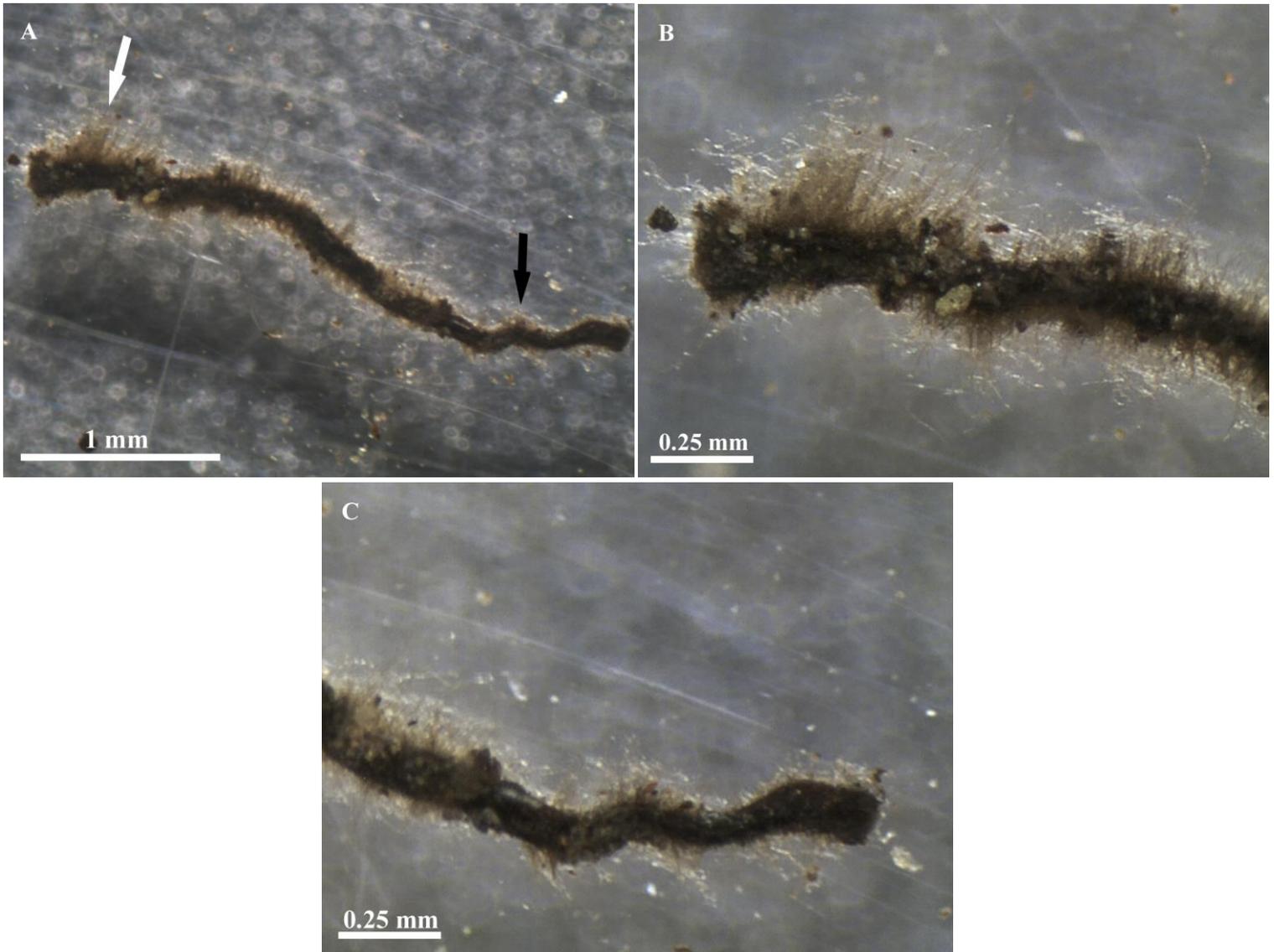


Figura 23. **A)** Panorámica de la ectomicorriza de *C. barbadensis* donde se observan las dos zonas condiferentes tipos de hifas emergentes. La flecha blanca señala a las hifas largas y rectas, mientras que la flecha negra muestra a las hifas cortas y tortuosas. Acercamientos a la parte apical (**B**) y la parte proximal (**C**), en los que se aprecia mejor la morfología de las hifas.

19.- *C. barbadensis*

Ectomicorriza dicotómica irregular con un solo origen de ramificación, de forma sinuosa, puntas redondas no engrosadas (figura 24A). Las células corticales son ligeramente visibles en algunas partes (figura 24B). La superficie del manto es distinguible, opaca, algodonosa a hirsuta con partículas del suelo, hifas emergentes de cortas a largas, de distribución zonal (figura 24B y C), algunas presentan coloración marrón a negro y son más gruesas (figura 24C). Sin rizomorfos.

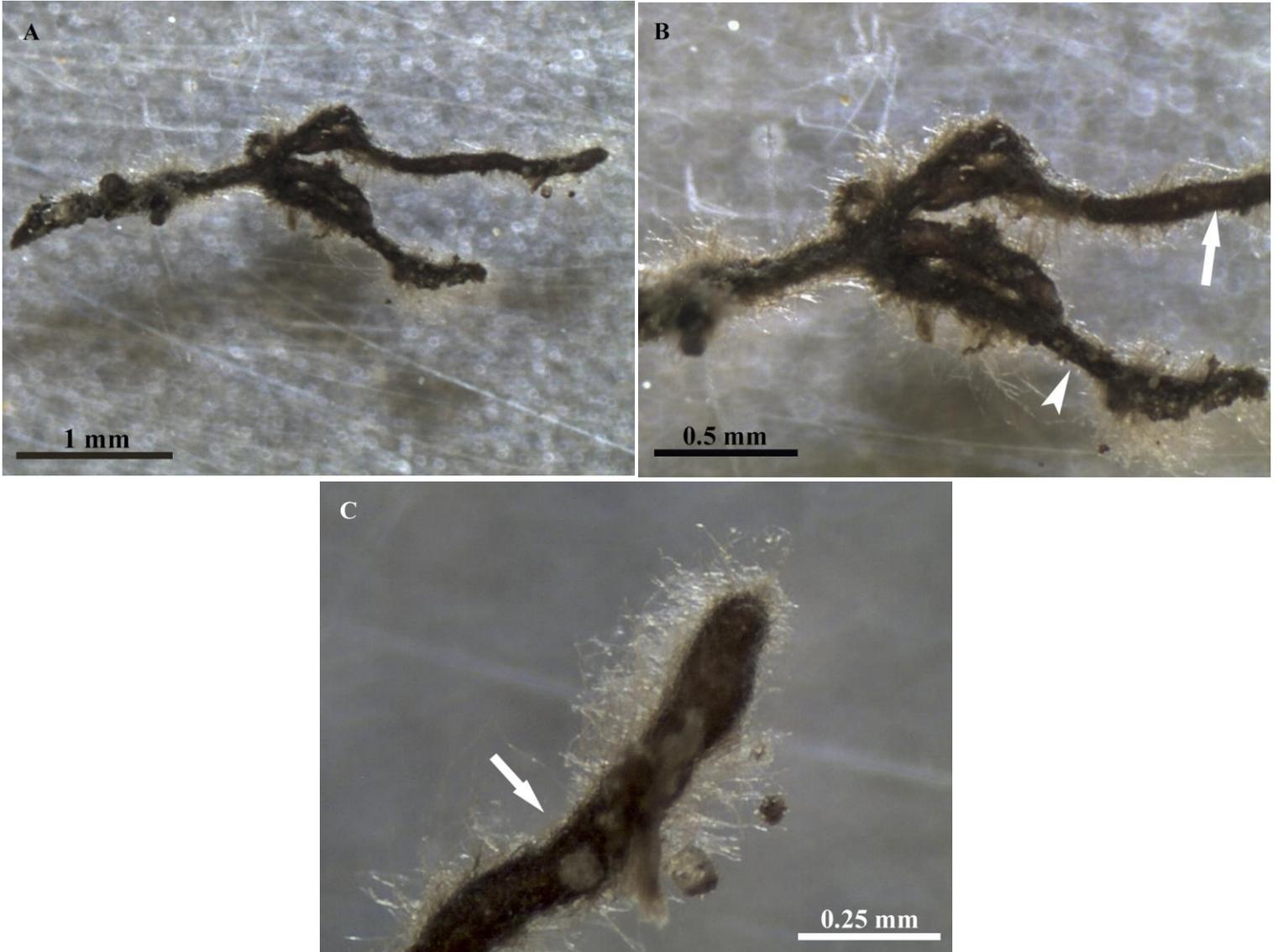


Figura 24. **A)** Vista completa de la ectomicorriza de *C. barbadensis* donde es apreciable la ramificación dicotómica; **B)** Acercamiento al origen de ramificación, se señala una parte hialina (flecha) y una zona sin hifas emergentes (punta de flecha); **C)** Punta de la ramificación con zonas sin hifas emergentes (flecha), se alcanza a apreciar la diferencia de coloración y grosor de las hifas emergentes.

20.- *C. barbadensis*

Ectomicorriza no ramificada, de recta a curvada, con punta redonda no engrosada. La superficie del manto es visible, refringente, hialino, lisa, con escasas hifas emergentes cortas y medianas, así como hifas rojizas de exploración. Color rojizo obscuro a negra. Sin rizomorfos (figura 25).

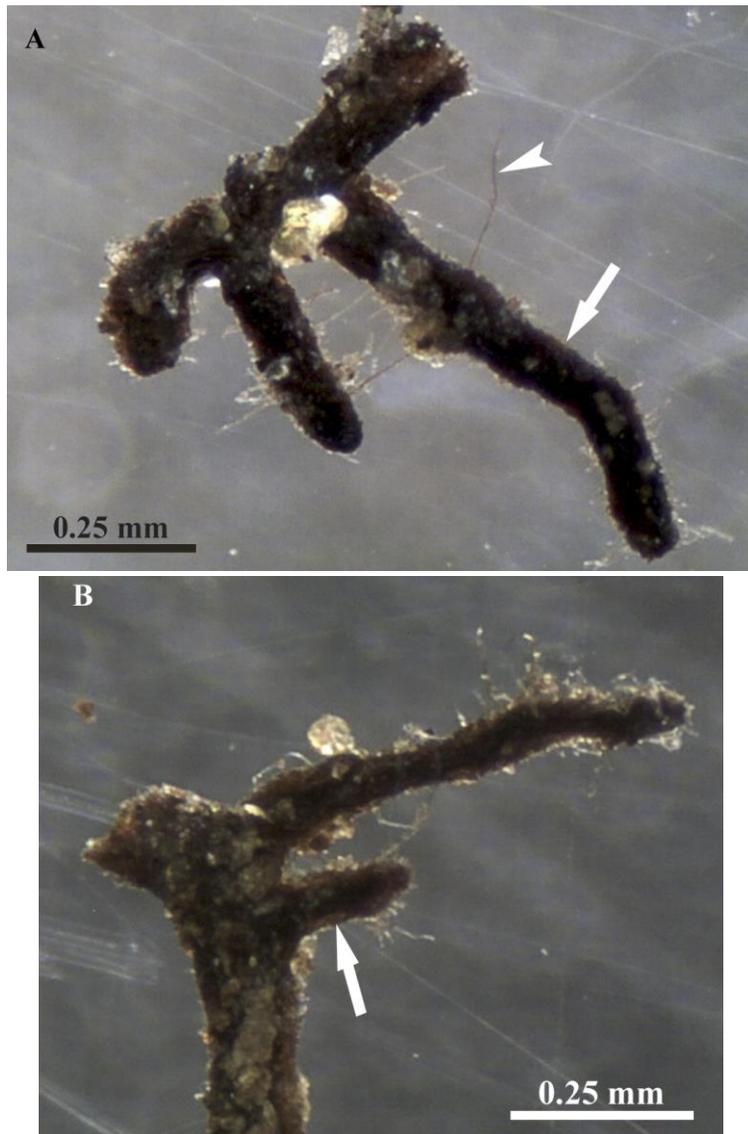


Figura 25. Ectomicorriza de *C. barbadensis*. **A)** Se señala el manto hialino (flecha) y las hifas de exploración (punta de flecha); **B)** Vista invertida de la foto A, se señala el manto refringente (flecha).

Morfotipos en *Coccoloba liebmannii*

21.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza ramificada, curvada de colores oscuros casi negros y con puntas de forma redondeada pardas y semi-transparentes (figura 26B). El manto a pesar de ser melanizado presentaba zonas con transparencia que permitía observar a las células corticales (figura 26A). La superficie del manto es algodonosa, color negro, con hifas emergentes largas a lo largo de toda la micorriza y con algunas partículas del suelo. Sin rizomorfos.

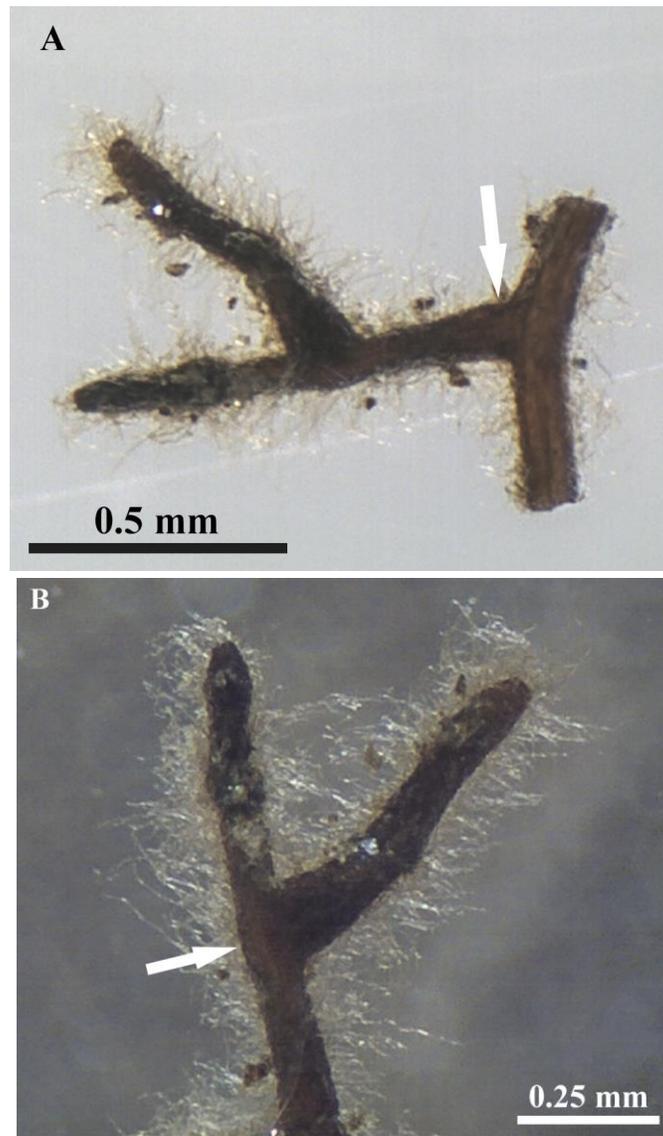


Figura 26. Ectomicorriza de *C. liebmannii* **A)** vista general de la micorriza, con las células corticales visibles (flecha); **B)** acercamiento, se distingue la zona del manto semitransparente (flecha), al igual que el manto que cubría a los puntas.

22.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza no ramificada, recta, con el extremo distal ligeramente inflado (figura 27A). Las células corticales ligeramente visibles en la punta (figura 27B). La superficie del manto es distinguible, opaca y algodonosa, con hifas medianas, abundantes, tortuosas, de una distribución concentrada distalmente (figura 27A). Color café, hacia la parte proximal los tonos pardos se oscurecen, punta gris claro, manto semitransparente (figura 27B). Sin rizomorfos.

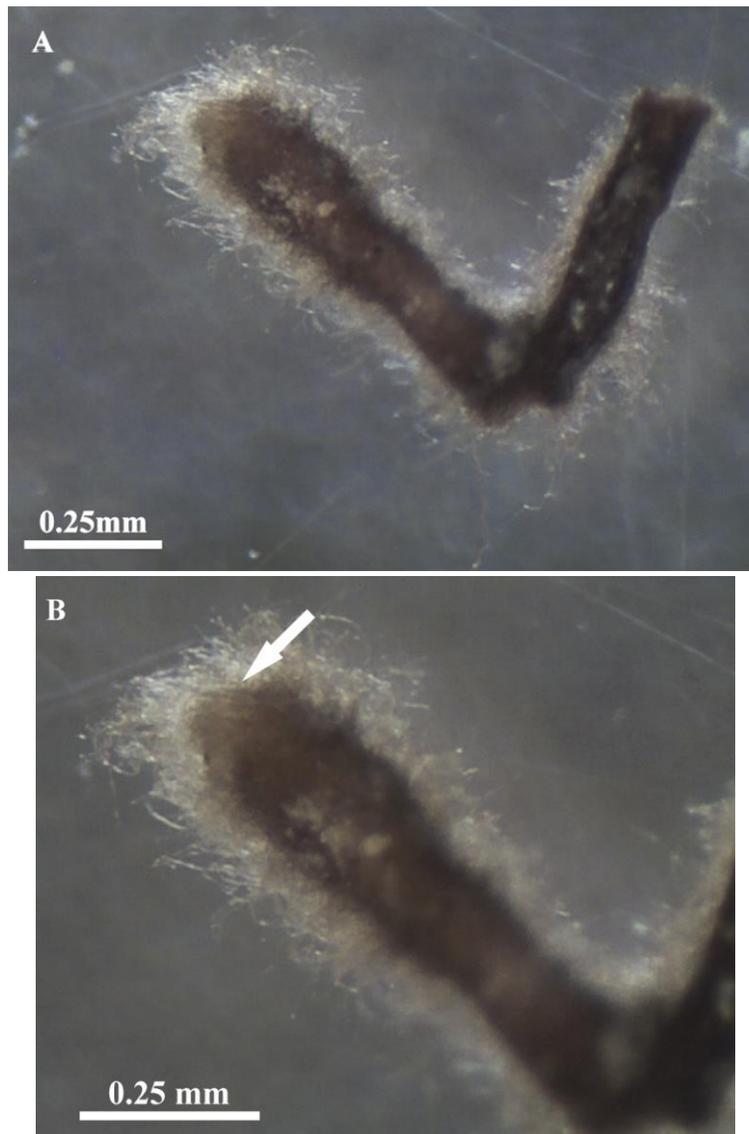


Figura 27. Ectomicorriza de *C. libmannii*. **A)** Vista completa de la ectomicorriza; **B)** Acercamiento a la punta donde se aprecia la región semitransparente (flecha)

23.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza con el manto cubriendo la raíz hasta la mitad, no ramificada, con forma recta, tenuemente curvada, punta de forma redonda. La superficie del manto es visible, no transparente, algodónosa y con hifas emergentes entramadas densamente en la parte apical, mientras que en la parte proximal están libres. Color marrón amarillento con algunas zonas más oscuras (figura 28).

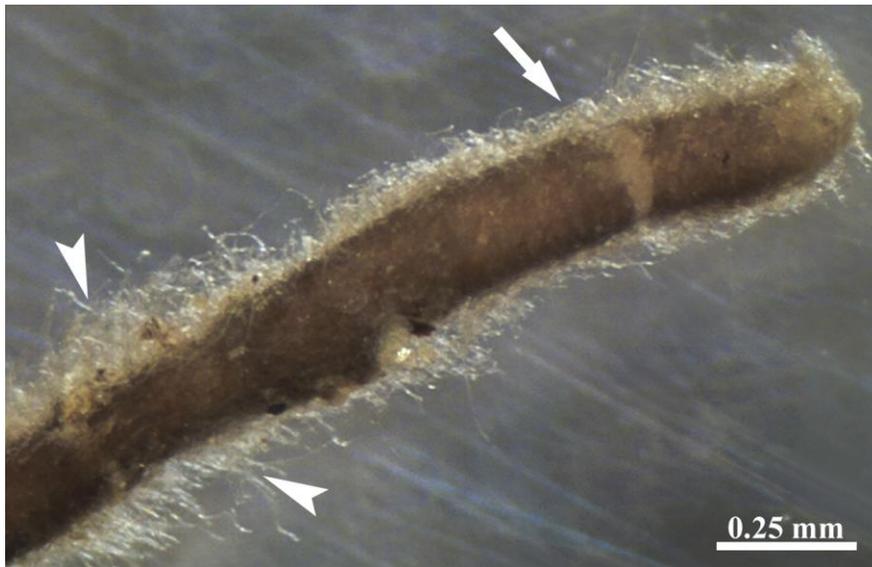


Figura 28. Ectomicorriza de *C. liebmannii*. En la parte apical se ven las hifas emergentes tortuosas y entramadas (flecha). En cambio, en la parte proximal (punta de flecha), las hifas tortuosas están libres.

24.- *C. liebmannii*

Manto de la ectomicorriza que abarca casi completamente a la raíz, con una zona libre cerca de la parte proximal (figura 29A); no ramificada, con forma ligeramente curva y la punta está ligeramente engrosada. Las células corticales son visibles en la punta por lo que el manto es hialino en la parte apical (figura 29B). La superficie del manto es opaca algodonosa, con un gradiente de hifas emergentes de cortas a largas desde la base, donde son poco frecuentes, hasta la punta, donde son abundantes (figura 29A). Color café oscuro, con pequeñas zonas hialinas, la punta es semitransparente amarillenta. Sin rizomorfos.

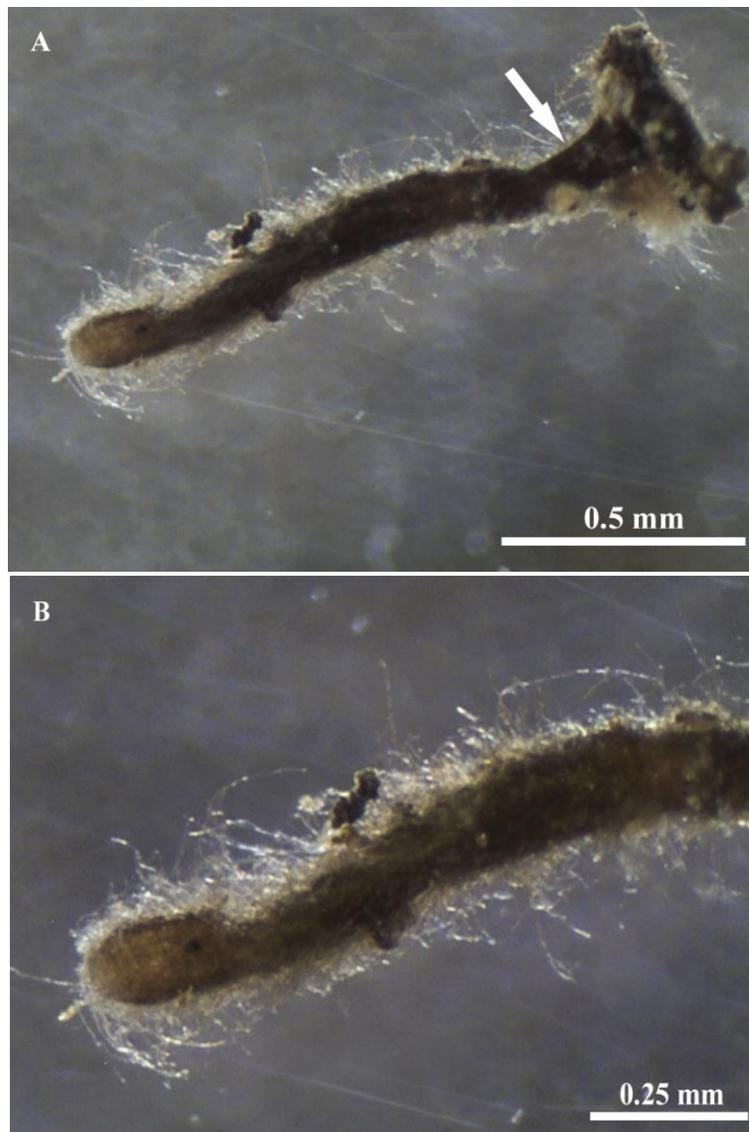


Figura 29. Vista general de la ectomicorriza de *C. liebmannii*. **A)** Zona sin manto aparente (flecha); **B)** Acercamiento a la parte apical donde se observa que la punta es hialina y engrosada. También se observa una mayor cantidad de hifas emergentes a comparación que el resto de la micorriza.

25.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza no ramificada, con forma ligeramente tortuosa, con punta estrecha. La superficie del manto con hifas emergentes largas, infrecuentes y entramadas que cubren a la micorriza sin ninguna distribución específica (figura 30A). Las células corticales son visibles solamente en la punta (figura 30B). La superficie de la parte apical es semi-transparente y ligeramente brillante (figura 30B). El color de la punta es blanco, mientras que el resto es de color café claro. Sin rizomorfos.

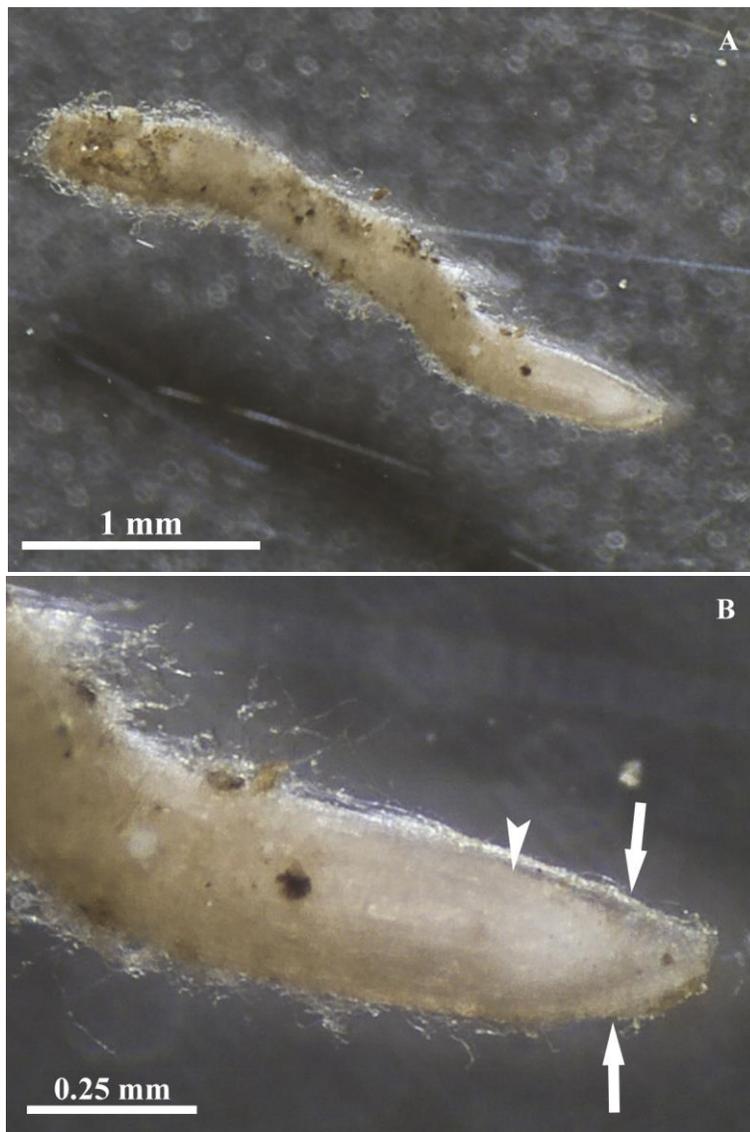


Figura 30. Ectomicorriza de *C. liebmannii*. **A)** Vista completa de la ectomicorriza; **B)** Acercamiento a la punta, donde se observa a las células corticales (flecha) y el manto transparente y brillante (punta de flecha).

26.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza no ramificada con forma digital curvada y la punta redonda. La superficie del manto es visible, no transparente, vagamente algodonosa, con hifas emergentes de cortas a largas que son más abundantes en la parte media de la micorriza. Color marrón claro y oscuro, con la punta de café claro a blanco. Sin rizomorfos. (figura 31)

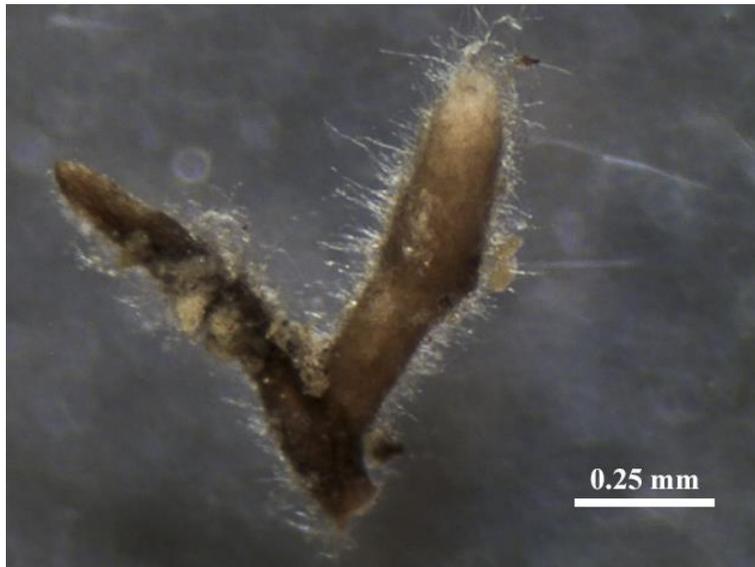


Figura 31. Ectomicorriza de *C. liebmannii*. Se puede observar la forma digital de la micorriza, la longitud variable de las hifas emergentes y el cambio de coloración de café a blanco.

27.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza no ramificada, con forma digital considerablemente curvada, y la punta engrosada gradualmente. La superficie del manto es visible, no transparente, algodonosa, con abundantes hifas emergentes, largas y entramadas, que la envuelven en la parte distal. La punta es de coloración amarillenta, mientras que el resto es castaño que se oscurece hacia la parte distal. Sin rizomorfos (figura 32).

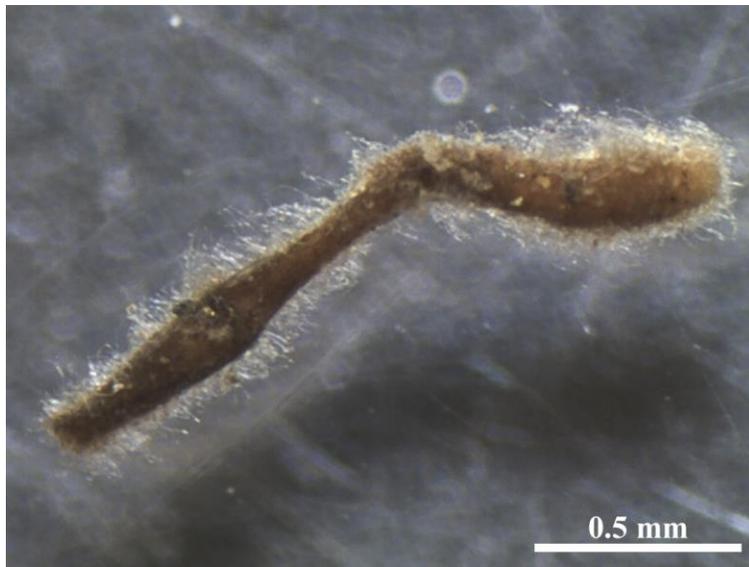


Figura 32. Raíz de *C. liebmannii* con ectomicorriza. Es posible ver la forma digital de la micorriza y su engrosamiento en la parte apical. Tiene una apariencia algodonosa dada por las abundantes y entramadas hifas emergentes. Además, se ve el cambio gradual de un tono claro a uno oscuro.

28.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza tortuosa monopodial pinnada sólo en un lado con tres ramificaciones simples; las ramificaciones tienen puntas redondas, mientras que el eje tiene punta aguda (figura 33A). La superficie es visible, no transparente, escasamente algodonosa, con hifas emergentes medianas. Color marrón a marrón oscuro, la ramificación más proximal con la punta blanca. Sin rizomorfos. Las hifas emergentes con forma ligeramente ondulada, no ramificadas, melanizadas (figura 33B), de pared gruesa, refringente, septadas y con fíbulas ligeramente sinuosas (figura 33 C).

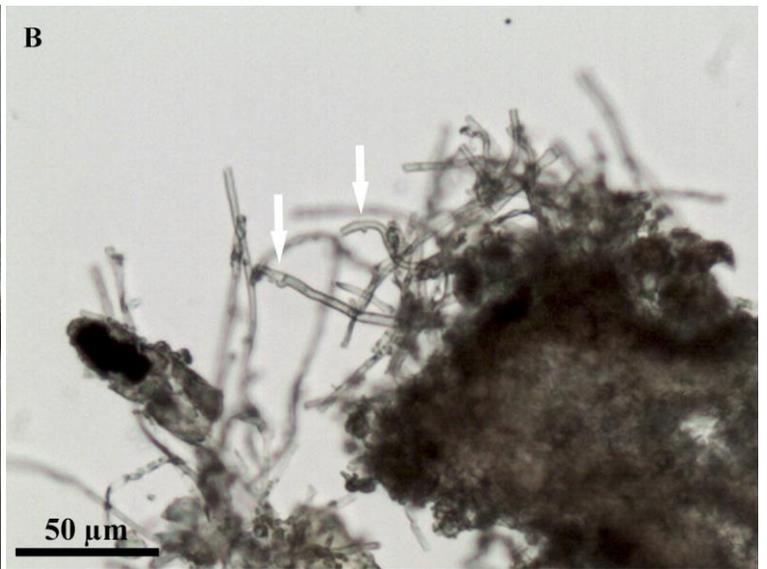


Figura 33. Ectomicorriza de *C. liebmannii*. **A)** Vista completa de la micorriza donde son evidentes las ramificaciones y su coloración de blanca en la parte apical, a café en el resto; **B)** hifas emergentes no ramificadas con forma ondulada; **C)** Las hifas presentan fíbula (flecha negra), septo (punta de flecha negra) y con pared refringente (flecha blanca).

29.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza que cubre desde la parte media de la raíz hasta el extremo proximal (ápice radical sin micorriza; figura 34A), no ramificada, sinuosa ligeramente tortuosa. Las células corticales son ligeramente visibles, la superficie del manto es visible, no transparente, algodonosa, con abundantes hifas medianas enredadas que cubre a la micorriza en la parte proximal. Color negro a marrón. Sin rizomorfos.

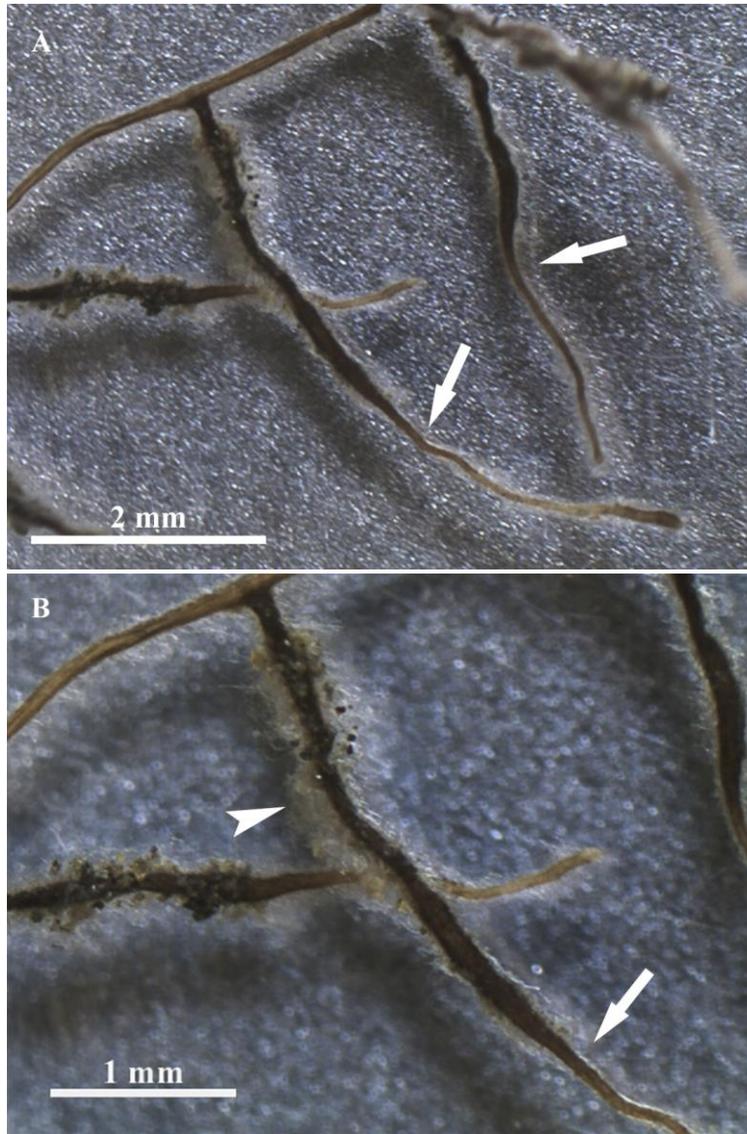


Figura 34. Ectomicorriza de *C. liebmannii*. **A)** Panorámica de la ectomicorriza en la cual se observa hasta dónde el manto cubre a la raíz (flechas); **B)** acercamiento donde se ven con más detalle las hifas emergentes enredadas en la parte proximal (punta de flecha) y el límite de la raíz cubierta por manto (flecha).

30.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza con zonación, no ramificada, con forma tortuosa y punta claviforme (figura35A). Las células corticales son visibles en ambas zonas micorrizadas. En la zona apical, la superficie del manto es visible, semitransparente, brillante, con hifas de longitud mediana, apariencia algodonosa de color blanco; la punta es transparente (figura35 B). En la zona proximal, la superficie de manto es ligeramente brillante, poco algodonosa, con abundantes hifas cortas y algunas largas, de color café blanquecino (figura35 C). Sin rizomorfos.

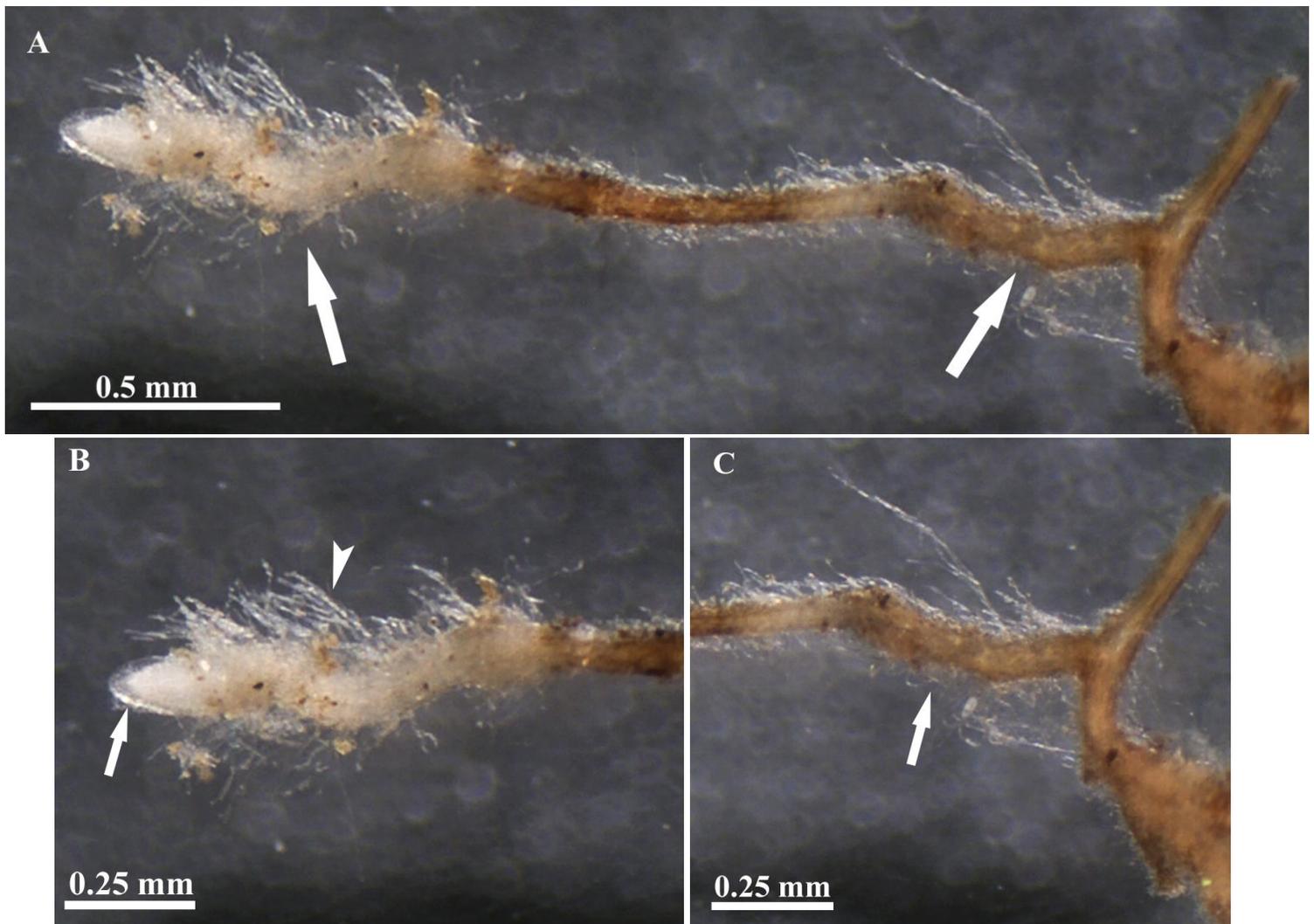


Figura 35. Ectomicorriza de *C. liebmannii*. **A)** Panorámica en la que se aprecia las dos zonas en las que se desarrolló la micorriza (flechas); **B)** Acercamiento a la zona apical. La micorriza es sinuosa y con hifas largas (punta de flecha), excepto en la punta. Esta última es transparente (flecha) y claviforme; **C)** Acercamiento a la micorriza de la zona proximal (flecha). Tiene forma curvada, pocas hifas emergentes de longitud corta a larga y una tonalidad café brillante.

31.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza no ramificada con zonación desde la punta hasta casi la parte proximal, con forma ligeramente curvada y punta cuneiforme (figura 36A). La superficie es distinguible, opaca, algodonosa, hifas emergentes cortas distribuidas en la parte media (figura 36A), sin hifas emergentes en la punta (figura 36B). Color Sin rizomorfos.

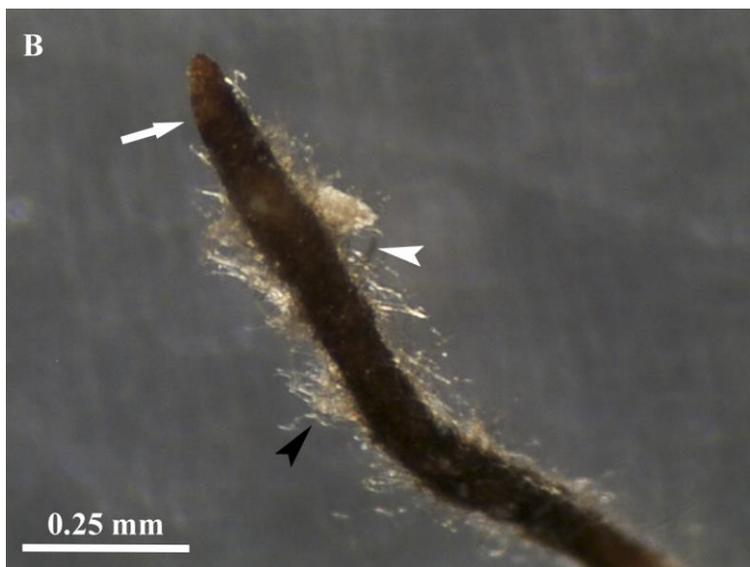
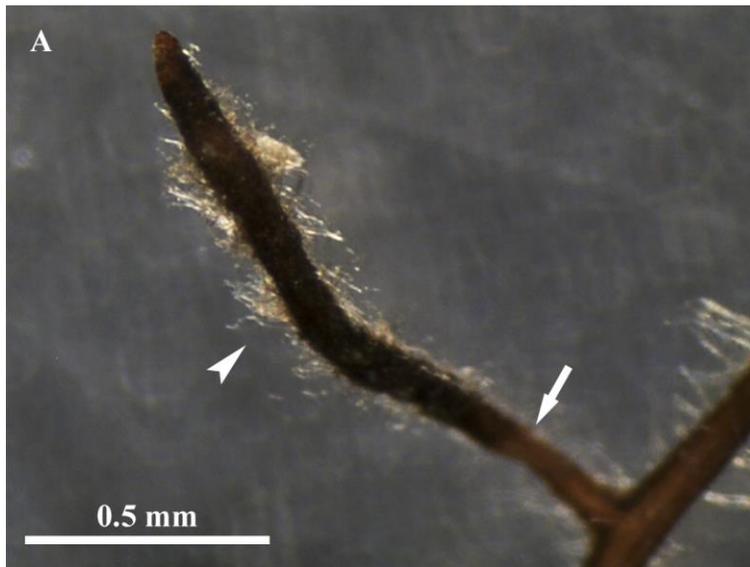


Figura 36. Ectomicorriza de *C. liebmannii*. **A)** El manto no cubre completamente la raíz, dejando un espacio sin micorriza en la parte proximal (flecha). La punta y el extremo proximal de la micorriza no presentan hifas, por lo que su presencia se da en la parte intermedia de la micorriza (punta de flecha); **B)** Acercamiento a la punta, donde es posible observar la ausencia de hifas (flecha). Las hifas son cortas y tortuosas (punta de flecha negra), algunas tienen coloración oscura (punta de flecha blanca).

32.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza que abarca a toda la raíz, no ramificada, sinuosa, con punta redonda (figura 37 A). La superficie es visible, opaca y tenuemente refringente, hirsuta, con hifas emergentes largas distribuidas desde la parte media a la parte apical; algunas hifas están entramadas, mientras que las hifas que se encuentran en la punta tienen una orientación paralela a la micorriza (figura 37 B), hacia la parte proximal son infrecuentes (figura 37 A). Color marrón rojizo oscuro y la punta color castaño. Sin rizomorfos.

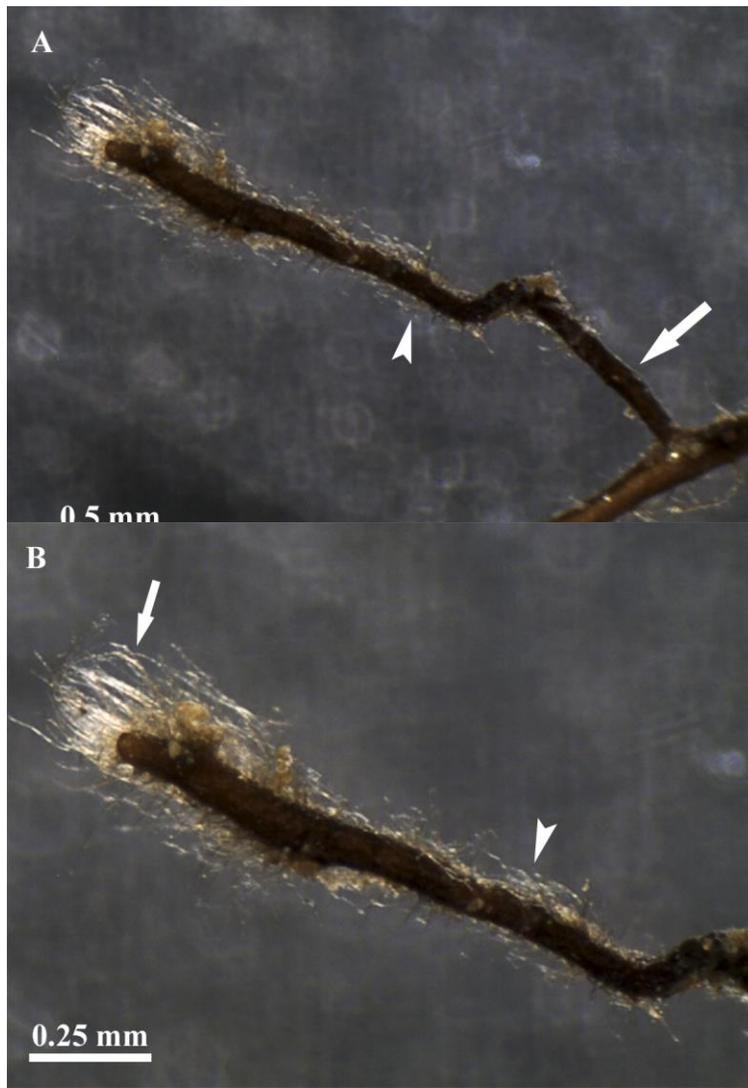


Figura 37. Ectomicorriza de *C. liebmannii*. **A)** Vista general de la ectomicorriza. Se aprecia su forma sinuosa. La distribución de las hifas emergentes se da desde la mitad de la micorriza hacia la región apical (punta de flecha); en cambio, en la región proximal no hay hifas (flecha); **B)** Acercamiento donde se ven las hifas entramadas (punta de flecha) y las rectas (flecha).

33.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza no ramificada, con forma totalmente recta y punta cuneiforme. Las células corticales son visibles. Superficie del manto distinguible, hialina en algunas zonas, hirsuta con hifas emergentes cortas y medianas a lo largo de la micorriza. Color chocolate, con la punta café claro a blanco. Sin rizomorfos (figura 38).

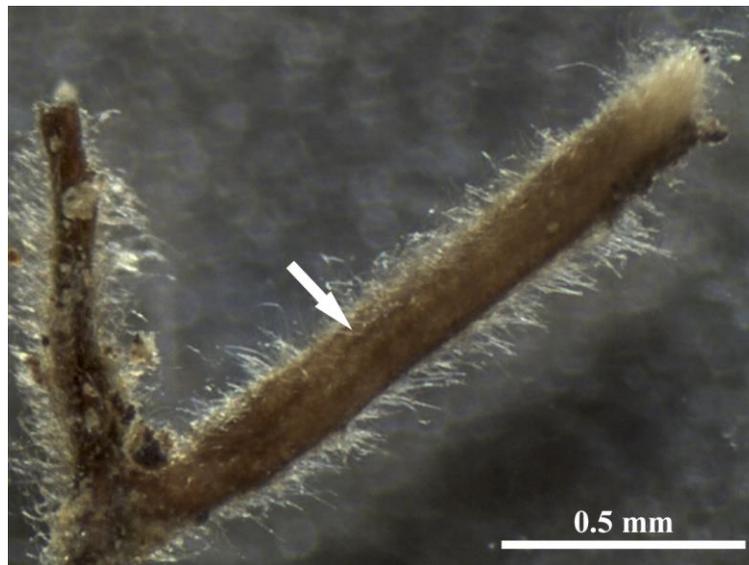


Figura 38. Vista general de la ectomicorriza de *C. liebmannii*. La forma de la micorriza es recta y con hifas emergentes de cortas a medianas. El manto es hialino en algunas regiones, por lo que se puede ver la raíz (flecha).

34. *C. liebmannii*

Ectomicorriza no ramificada, con forma tortuosa y punta engrosada. Superficie del manto visible, opaco, hialino en el extremo proximal. El manto es vagamente algodónoso, con hifas emergentes largas en toda la micorriza y enredadas. El manto no cubre totalmente la raíz. Color marrón rojizo, con la punta café claro. Sin rizomorfos (figura39).

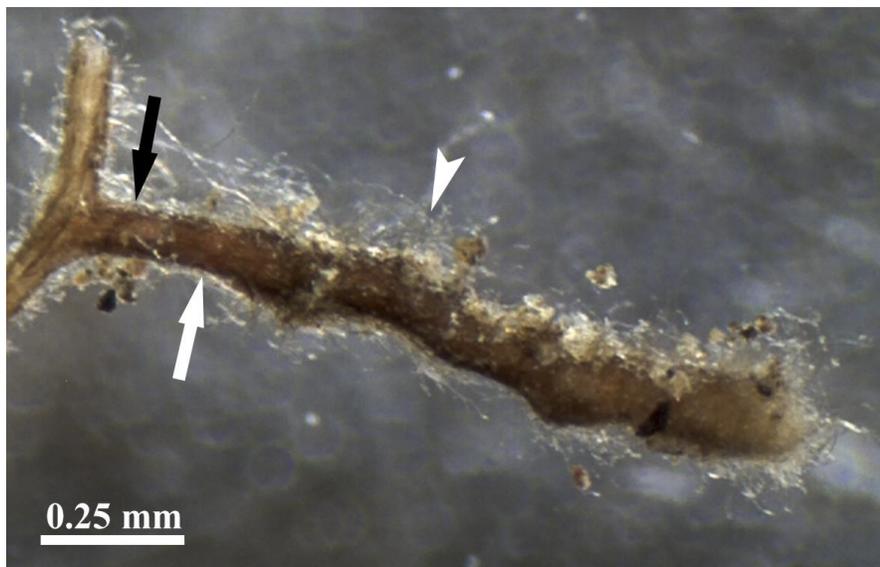


Figura 39. Vista general de la ectomicorriza de *C. liebmannii*. Micorriza tortuosa con engrosamiento hacia la parte apical. Las hifas emergentes tienen una disposición enredada (flecha negra). En la parte proximal, el manto es hialino (flecha) y no cubre completamente la raíz (punta de flecha).

35.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza con zonación y con ramificación dicotómica irregular simple, forma ligeramente sinuosa (figura 40 A). La superficie del manto es visible, ligeramente algodonosa, con hifas medianas y largas: Zona proximal: Manto color negro y con hifas emergentes cortas. La ramificación de esta zona tiene la punta inflada y redonda, de color café claro a blanco y con hifas emergentes cortas (figura 40 B); entre las zonas distal y proximal, hay otra ramificación con manto blanco y punta de forma claviforme y transparente, sin presencia de hifas emergentes (figura 40 A). En la zona distal: Manto con hifas emergentes de medianas a cortas, color castaño oscuro, superficie no hialina, el extremo apical inflado, sin hifas emergentes en la punta, con la punta de color café claro a blanco (figura 40 C). Sin rizomorfos.

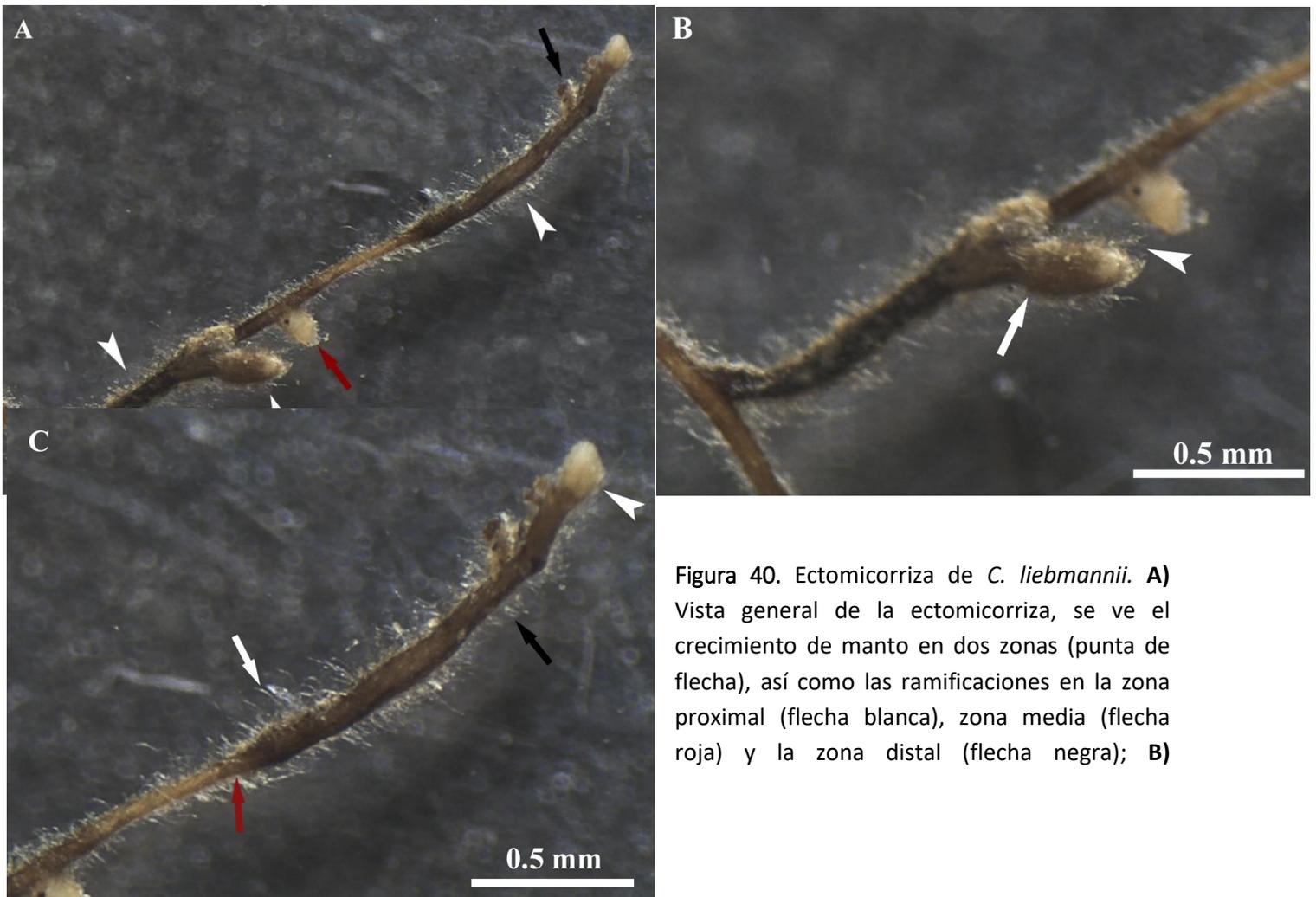


Figura 40. Ectomicorriza de *C. liebmannii*. **A)** Vista general de la ectomicorriza, se ve el crecimiento de manto en dos zonas (punta de flecha), así como las ramificaciones en la zona proximal (flecha blanca), zona media (flecha roja) y la zona distal (flecha negra); **B)**

Acercamiento a la zona proximal donde se aprecia el engrosamiento apical de la ramificación (flecha) y las hifas emergentes cortas (punta de flecha); **C**) Acercamiento a la zona apical. El extremo está engrosado (punta de flecha) y las hifas varían de medianas (flecha blanca) a cortas (flecha negra). También se observa la región en que inicia el manto (flecha roja).

36.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza dicotómica irregular, ligeramente tortuosa, con puntas estrechas (figura 41A, C y D) y una ramificación (figura 41 B). La superficie del manto con algunas partes hialinas, levemente algodónosa, con hifas emergentes sin ninguna distribución específica, de longitud corta y rectas (figura 41 B y C) a largas y enredadas (figura 41 D). Color castaño oscuro a marrón, la ramificación es de café oscuro con manchas café claro y su extremo apical es café blanquecino (figura 41C). Sin rizomorfos.

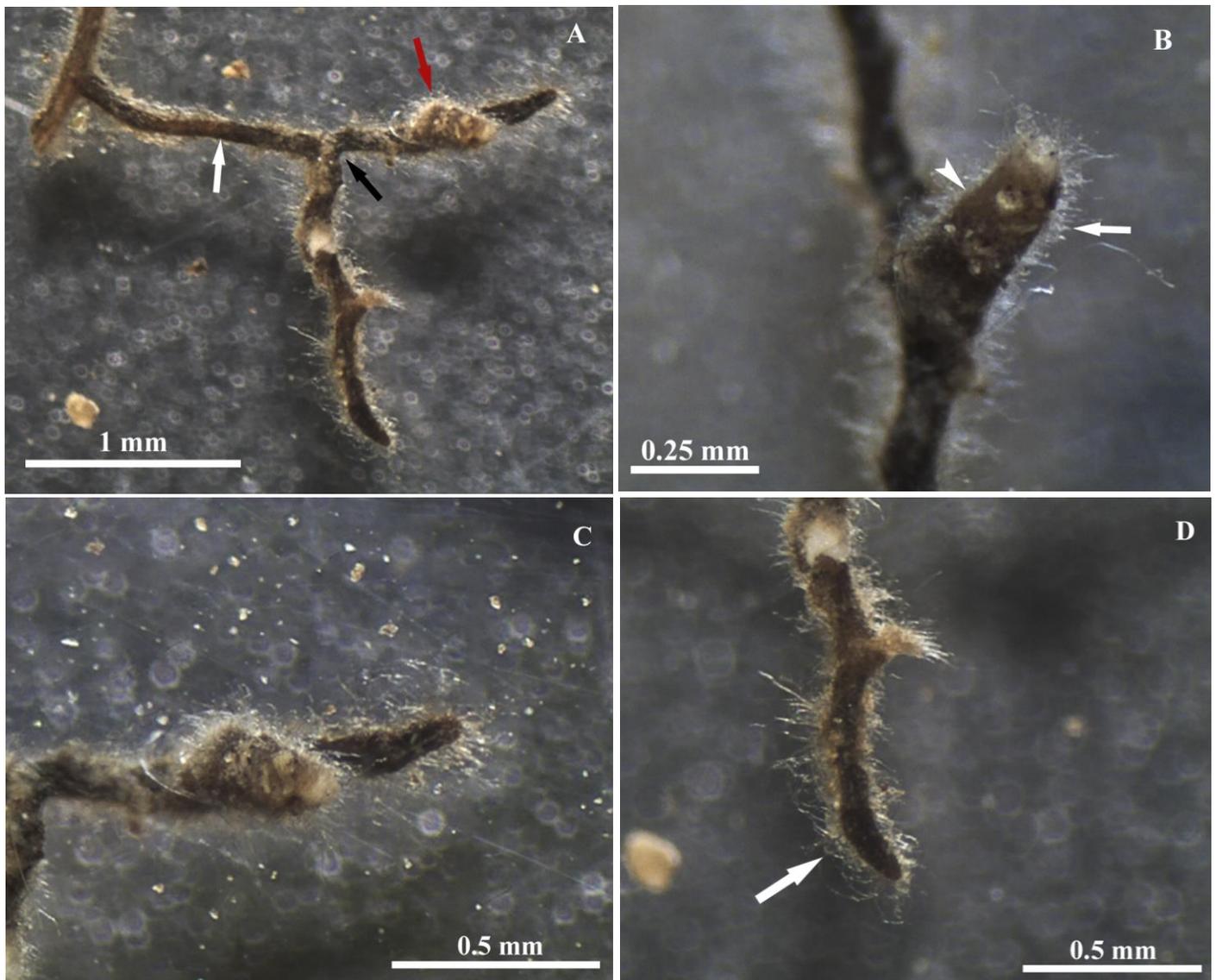


Figura 41. Ectomicorriza de *C. liebmannii*. **A)** Panorámica donde se aprecia la bifurcación de la micorriza (flecha negra) y su ramificación (flecha roja). Se aprecia una región hialina del manto (flecha blanca); **B)** Acercamiento a la ramificación. Se observa el engrosamiento en la punta (punta de flecha) y la presencia de hifas cortas (flecha); **C)** Acercamiento a una de las bifurcaciones. La punta es más estrecha (flecha blanca) y las hifas son más largas (flecha negra) que en la ramificación (punta de flecha); **D)** Acercamiento a la otra bifurcación. La punta es estrecha y con hifas largas enredadas (flecha).

37.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza dicotómica, sinuosa, con punta estrechas. La superficie del manto es visible, opaca, algodonosa, con largas hifas enrolladas en toda la micorriza, excepto en una de las puntas (figura 42 A). Células visibles en la parte apical de una ramificación (figura 42B). Color castaño oscuro rojizo con algunas partes café. Sin rizomorfos.



Figura 42. Ectomicorriza de *C. liebmannii*. **A)** Micorriza dicotómica, se aprecia la punta sin hifas

emergentes (flecha); **B)** Acercamiento donde se aprecia la unión de la micorriza (punta de flecha), así como la otra bifurcación con hifas emergentes enrolladas (flecha negra) y la punta hialina (flecha blanca).

38.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza muy algodonosa. La superficie del manto no es distinguible, las hifas emergentes son abundantes, cubren toda la micorriza y retiene partículas del suelo. Color café a café oscuro. Sin rizomorfos (figura 43).

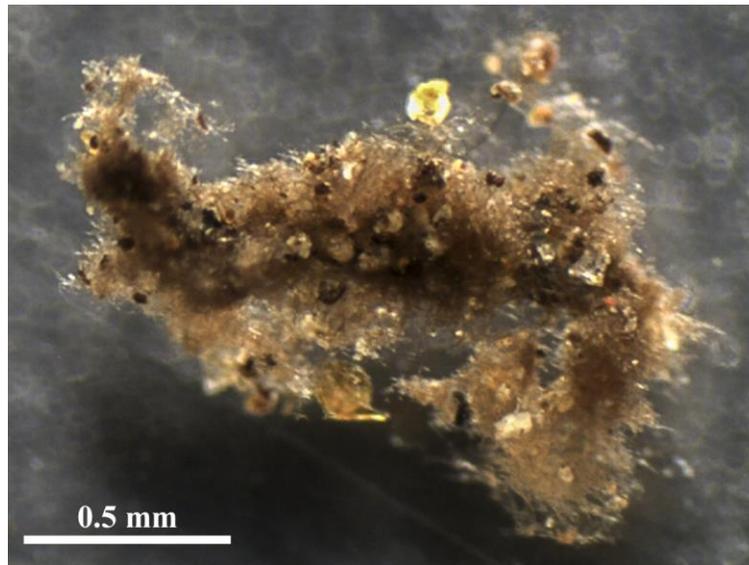


Figura 43. Vista general de la ectomicorriza de *C. liebmannii*. La densa cantidad de hifas emergentes enrolladas no permite visualizar al manto.

39.- *C. liebmannii*

Ectomicorriza no ramificada, sinuosa y punta claviforme. La superficie del manto es visible, semitransparente y brillante en la punta, ligeramente algodonosa, con hifas emergentes cortas y largas. Tiene un gradiente de colores desde la punta hasta la parte proximal de blanco, gris y café. Sin rizomorfos (figura 44).



Figura 44. Ectomicorriza de *C. liebmannii*. Las hifas son largas en la punta (flecha negra) y cortas en el resto del manto (flecha blanca). Se nota el cambio de coloración de blanco en la punta a café en la parte proximal. Además, es evidente la forma claviforme de la punta.

Micorriza Arbuscular

Achatocarpus spp.

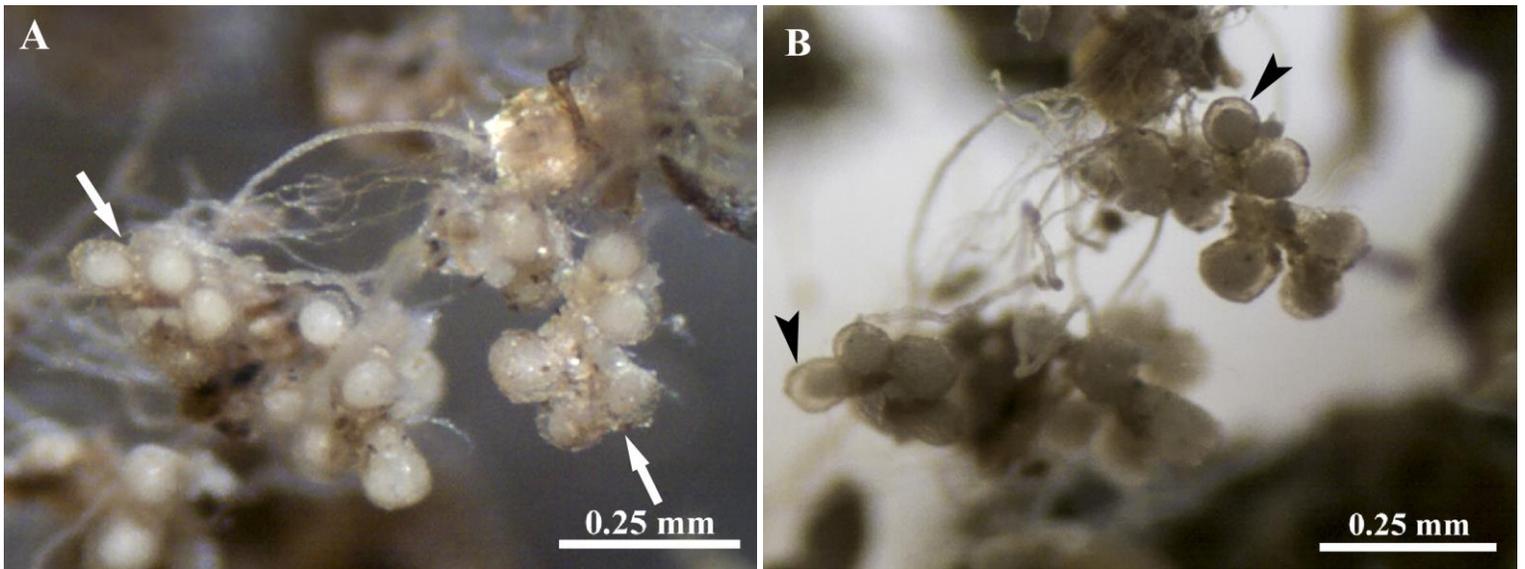


Figura 45. Esporas extraradicales pertenecientes a un género no identificado, asociado a la rizósfera de *Achatocarpus*. **A)** Esporas blancas agrupadas en racimo (flechas). **B)** A contraluz es más evidente la presencia de una capa transparente que rodea a las esporas (punta de flecha).

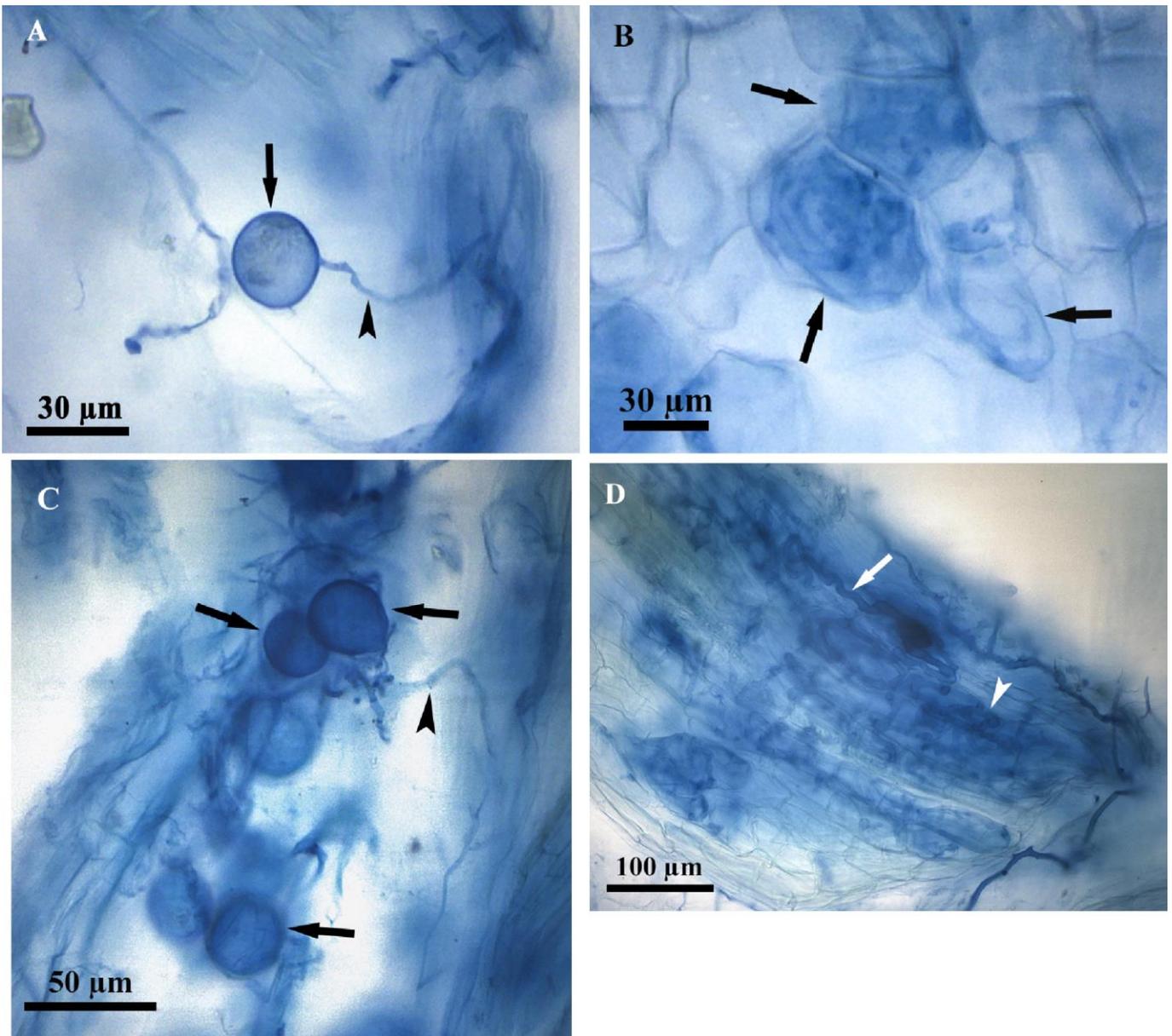


Figura 46. Estructuras diagnósticas de micorriza arbuscular en *Achatocarpus* spp. **A)** Vesícula/espora (flecha) con hifa de soporte (punta de flecha). **B)** Colonización con morfología tipo *Paris*. Se señalan los ovillos. **C)** Esporas (flechas) y una hifa cenocítica (punta de flecha). **D)** Raíz con abundante colonización tipo *Paris*. Se identifica un ovillo (punta de flecha) y una hifa cenocítica (flecha).

Achatocarpus aff. *gracilis*

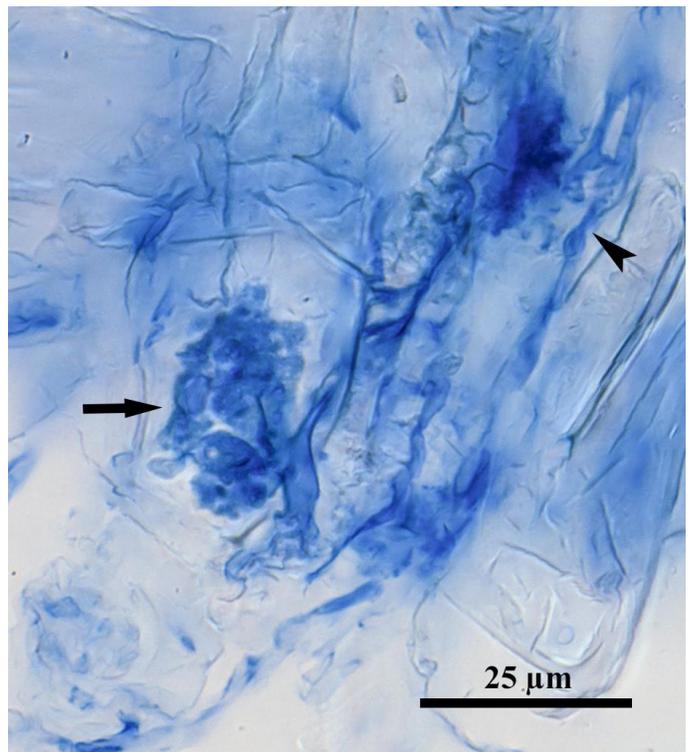
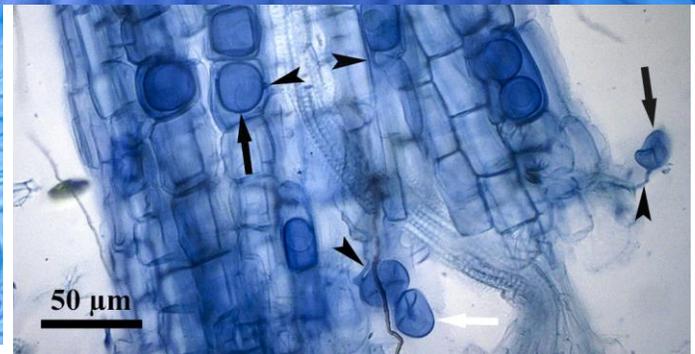
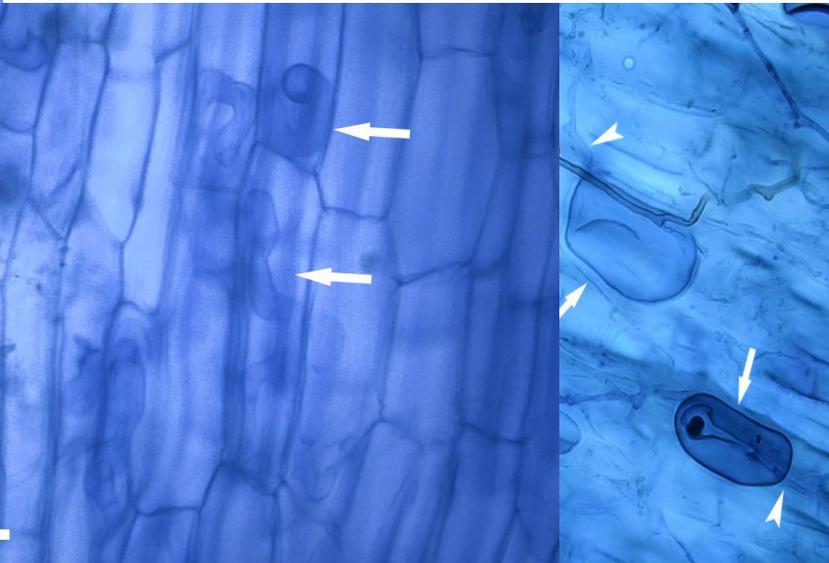
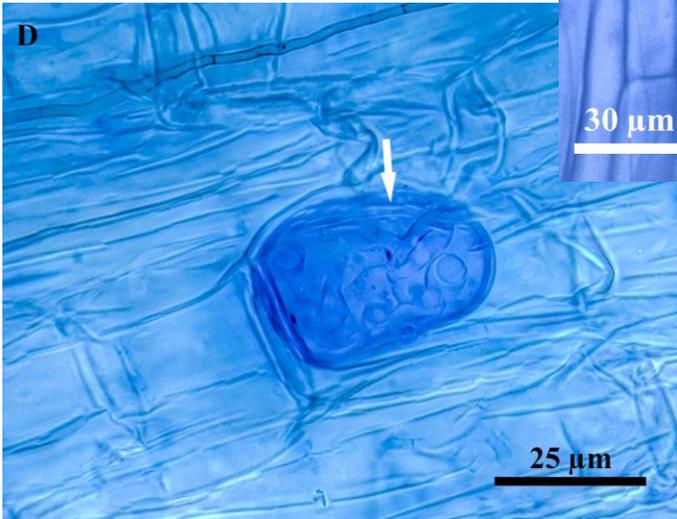
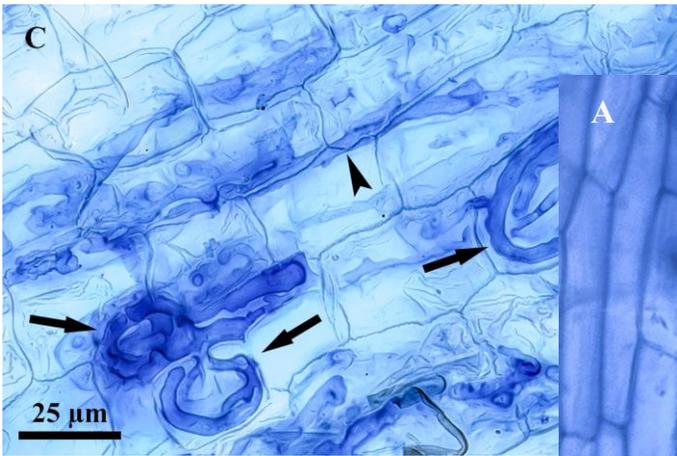
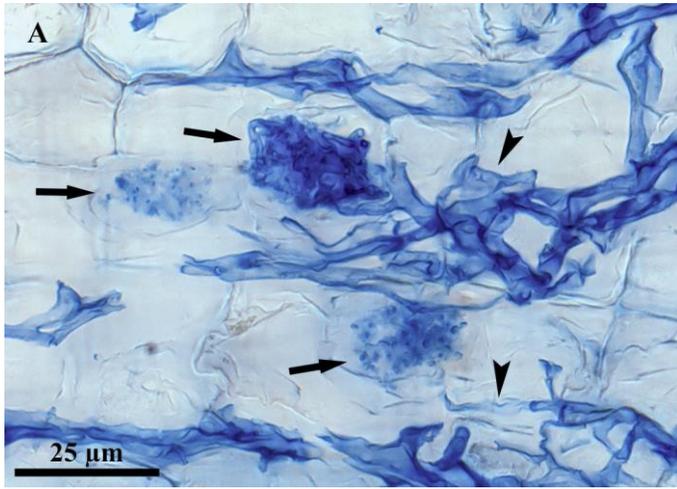


Figura 47. Colonización arbuscular en *Achatocarpus* aff. *gracilis*: **A)** y **B)** se muestran algunos arbuscúlos (flechas) e hifas (punta de flecha) encontrados. **C)** Presencia de ovillos (flecha) e hifas (punta de flecha). **D)** vesícula con algunas estructuras en su interior (flecha). **E)** Raíz colonizada con numerosas vesículas (flechas) donde se alcanzan a observar las hifas de soporte (punta de flecha).



Cordia elaeagnoides

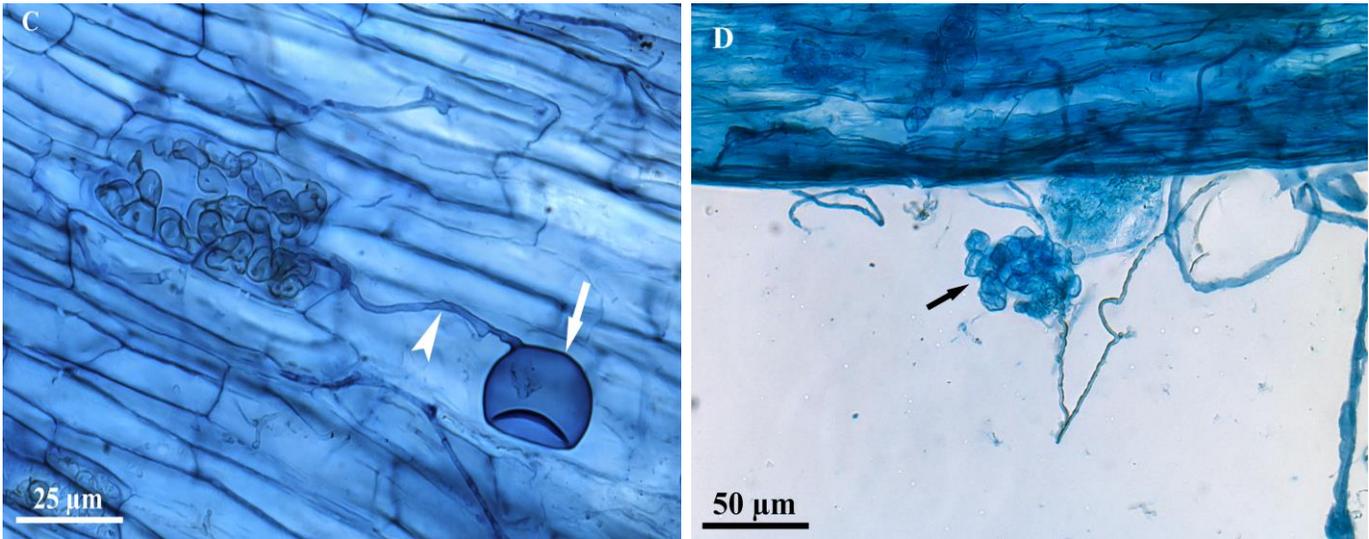
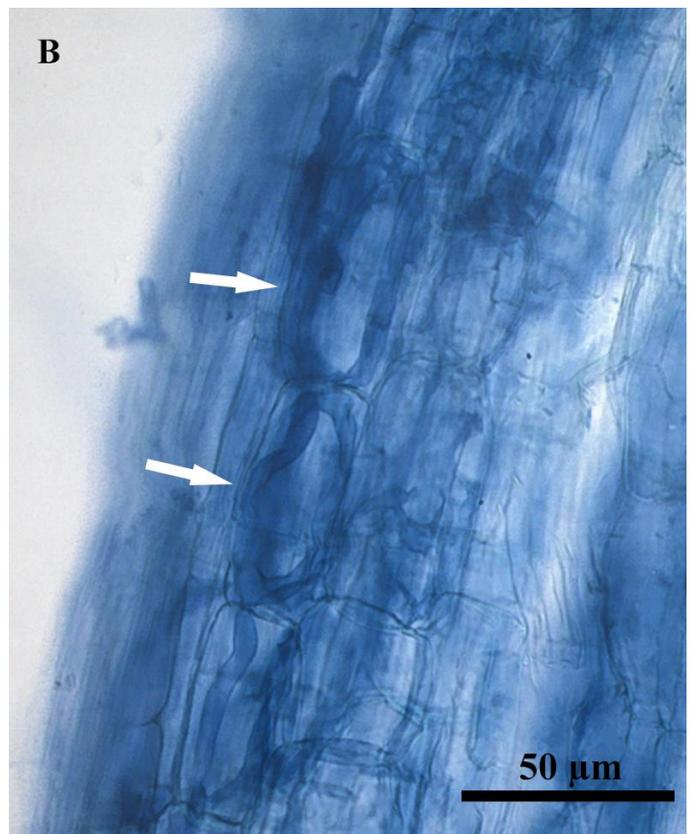
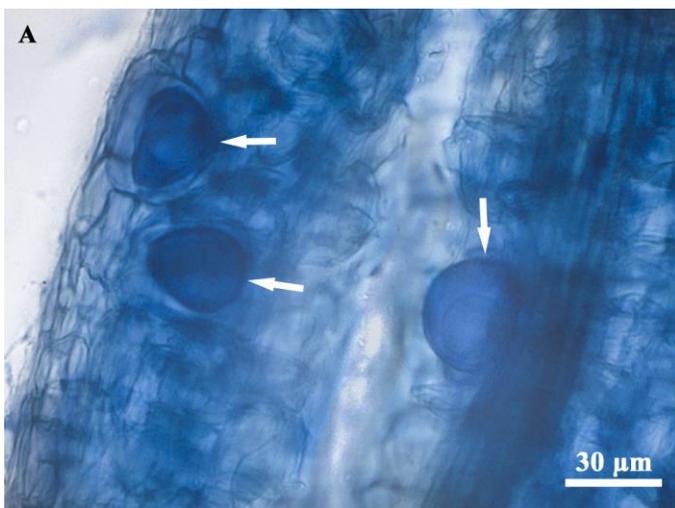


Figura 48. Colonización arbuscular en *Cordia elaeagnoides*: **A)** Interfase tipo *Paris*, donde se señalan los ovillos (flecha). **B)-D)** Diferentes tipos de vesículas (flechas), junto con sus hifas de soporte (puntas de flecha). **E)** Células auxiliares (flecha).

Ruprechtia fusca



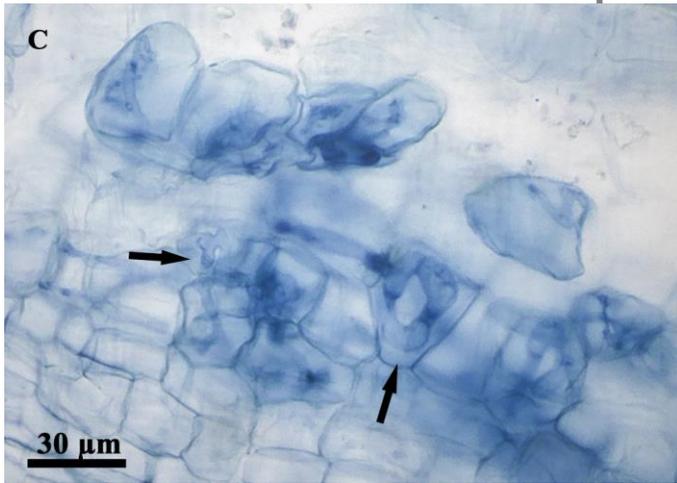


Figura 49. Colonización arbuscular en las raíces de *Ruprechtia fusca*: **A)** vesícula (flechas). **B)** y **C)** interfase tipo *Paris* en las que se señalan los ovillos (flechas).

Ruprechtia aff. pallida

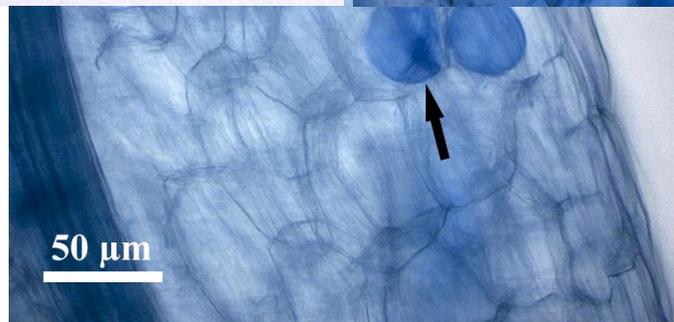
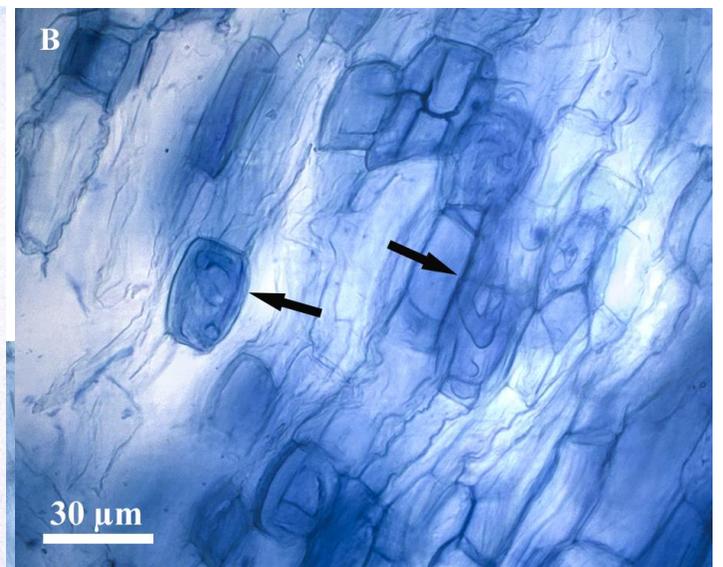
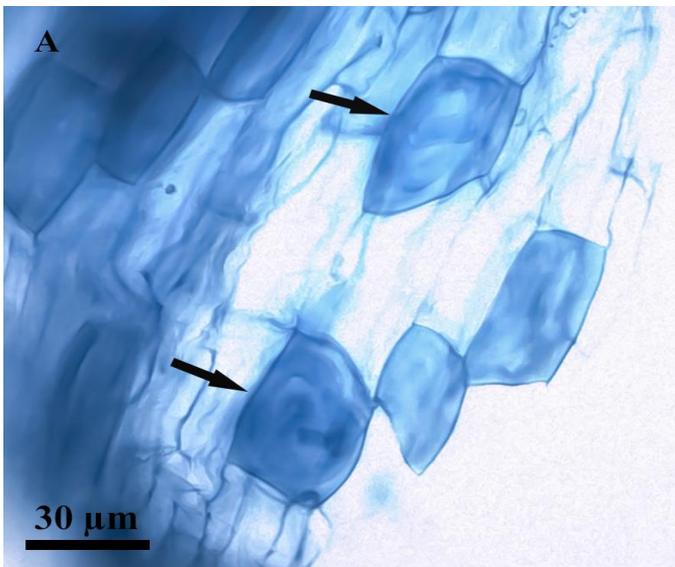


Figura 50. Raíces de *Ruprechtia* aff. *pallida*. **A)** y **B)** Colonización tipo *Paris* donde se pueden observar los ovillos (flechas). **C)** Presencia de vesículas (flecha).

DISCUSIÓN

Colonización de hongos micorrízicos en la Selva Baja Caducifolia

Hospederos ectomicorrízicos

De los ocho hospederos analizados, sólo se encontraron reportes previos de *A. gracilis* como hospedero ectomicorrízico (Alvarez-Manjarrez *et al.*, 2018). En el presente trabajo, se reportan por primera vez ectomicorrizas en *C. barbadensis* y *C. liebmannii*. Debido a los problemas de identificación de especies de *A. oaxacanus* y *A. nigricans* (*Achatocarpus* spp.), no se pudo saber si una o las dos especies presentaron ECM, pero lo que es claro es que *Achatocarpus* es un género ectomicorrízico (Alvarez-Manjarrez *et al.*, 2018; este trabajo). *Coccoloba* (Polygonaceae) se ha visto que es un género micorrízico (Wang y Qiu, 2006), pero no se hallaron trabajos de ningún tipo de micorrización en *C. barbadensis*; en cambio, se ha reportado que *C. liebmannii* puede formar MAr (Guadarrama *et al.*, 2014). Alvarez-Manjarrez y colaboradores (2018) sugirió la posible colonización ectomicorrízica de *C. barbadensis* y *C. liebmannii*, por lo que el encontrarlas micorrizadas en la costa oaxaqueña lo confirma, siendo el presente trabajo el primer reporte de ectomicorrizas en estos dos hospederos.

Los morfotipos ectomicorrízicos que se encontraron en las raíces del género *Achatocarpus* presentaron notables variaciones en el manto, de apenas visible a evidente. Una de las ectomicorrizas halladas en *Achatocarpus* spp. (figura 8) cuenta con características similares a los morfotipos de *Thelephora versatilis*, como hifas emergentes densamente algodonosas y el color café oscuro (Alvarez-Manjarrez, 2014). Contrario al morfotipo descrito anteriormente, en Oaxaca también se hallaron micorrizas con manto apenas perceptible (e.g. figura 6). En Chamela se encontró la presencia de un manto delgado (3 a 4 capas de hifas) y poco perceptible en las raíces de *A. gracilis* (Alvarez-Manjarrez, 2014). El hongo micorrizógeno de *A. gracilis* se identificó como *Tremelloscypha* sp. y fue el más abundante con este hospedero (Alvarez-Manjarrez *et al.*, 2018). Cabe resaltar que esta morfología del manto no es probable que sea resultado a las variaciones ambientales, ya que el muestreo en Chamela se realizó en temporada de lluvias. Además, esta característica de manto delgado puede ser un patrón de la familia Sebacinaceae dado que también se ha encontrado en la asociación de *Dicymbe* con *Sebacina* en los bosques tropicales guyanenses (Alvarez-Manjarrez, 2014). También se ha encontrado el manto delgado en raíces de plantas en Brasil (Neves, 2017), pero en este caso no se identificaron los hongos. Debido a que también se encontraron micorrizas con manto evidente, este patrón de manto delgado quizá sea un reciente establecimiento de la simbiosis en el género o el cambio de una micorrización arbuscular a una ectomicorriza, similar a lo que sugiere Haug y colaboradores (2005, 2014) en la familia Nyctaginaceae. Otra opción es que tal vez sólo es una variación de la asociación ectomicorrízica por parte de los simbiosistas (Imhof, 2009). Dadas las similitudes morfológicas de los morfotipos hallados con los registros previos, es posible que los hongos que colonizan a las especies de *Achatocarpus* de Oaxaca sean de las mismas familias a los identificados en Chamela.

Por otro lado, las ECM de *Coccoloba* tuvieron mantos evidentes, zonaciones y presencia de pelos radiculares entre zonas de la raíz. Estas dos últimas características se han mencionado únicamente

para la familia Nyctaginaceae, en los hospederos *Pisonia grandis* (Ashford y Allaway, 1985), *Guapira* sp. (Haug *et al.*, 2005) y *Neea robusta* (Moyersoen, 1993; citado por Haug *et al.*, 2005). Haug y colaboradores (2005, 2014) encontraron que los hospederos con raíces largas presentaron un manto incompleto, o en zonaciones, con presencia de pelos radiculares. Esta morfología perteneció a Thelephoraceae, el único taxón fúngico colonizador. Al final, por la nula información similar en otras familias, ellos hipotetizaron que esta característica muestra un paso evolutivo en la formación micorrízica de ECM en la familia Nyctaginaceae. Sumado a lo anterior, Alvarez-Manjarrez y otros (2018) encontraron ectomicorrizas de *Th. versatilis* asociado con *Ruprechtia* y *Coccoloba*, aunque no se pudo identificar la especie del fitobionte. En el presente trabajo, un morfotipo de *C. barbadensis* (figura 18) y tres de *C. liebmannii* (figuras 34, 35 y 40) presentaron las mismas características. No obstante, a diferencia de los trabajos de Haug (2004, 2014) y Ashford y Allaway (1985), en *Coccoloba* se encontró más de un morfotipo en cada hospedero, dando indicios de que probablemente estos hospederos no se asocian exclusivamente con un taxón, hipótesis que debe ser comprobada con la identificación de las especies de hongos ectomicorrízicos.

Siguiendo la hipótesis de Haug (2004), quizás la asociación de Thelephoraceae y *Coccoloba* es de reciente establecimiento. El único ejemplar hallado de *C. barbadensis* se encontró micorrizado, contrario a lo que sucedió en *C. liebmannii*, que se muestreó en cuatro sitios, pero no presentó colonización en todos los lugares. Curiosamente, el único sitio donde se presentó colonización *C. liebmannii*, fue donde cohabitaba con *C. barbadensis*, por lo que quizá éste proveyó el inóculo para *C. liebmannii*, dada la cercanía de menos de 10 m de los ejemplares. Además, las variaciones ambientales de los sitios donde se recolectó *C. liebmannii* pudo influir en la ausencia de ectomicorrización. Estos sitios tuvieron cambios desde vegetaciones perturbadas a conservadas, con pendientes pronunciadas a nulas. Así, por ejemplo, uno de los ejemplares que se encontró cercano a una laguna salina, quizá excluyó el establecimiento de la colonización debido a la posible saturación hídrica del lugar en temporada de lluvias, lo cual no es propicio para las ectomicorrizas (Querejeta *et al.*, 2003). Por lo tanto, *C. barbadensis* puede ser un hospedero ectomicorrízico, mientras que *C. liebmannii* presenta ECM, sólo cuando hay inóculo y/o debido a las variaciones ambientales.

Hospederos micorrízicos arbusculares

En lo que respecta a la colonización por hongos micorrizógenos arbusculares, cinco especies de plantas se determinaron como hospederos. No se encontró ningún registro de micorrización arbuscular para ningún miembro de la familia Achatocarpaceae, por lo que este trabajo lo reporta por primera vez. En *Coccoloba* ya han sido registradas especies con MAr (Souza, 2003; Wang y Qiu, 2006). Guadarrama y otros (2014) reportan a *C. liebmannii* con un 60% de colonización en Nizanda, Oaxaca. En el presente trabajo, debido a un error en el muestreo, no se pudieron aclarar las raíces, por lo que no hay datos de colonización arbuscular de los hospederos de *Coccoloba*.

En *Ruprechtia fusca* (Polygonaceae) no se encontraron ECM, pero sí se hallaron vesículas y algunos ovillos. Sin embargo, Gavito y colaboradores (2008) en un experimento donde medían el potencial

de inoculación de MAR de tres tipos de suelo (bosque primario, secundario y pastizales), reportaron una respuesta negativa a la micorrización de *R. fusca*; cabe resaltar que en dicho experimento utilizaron plántulas. La fase de desarrollo de la planta también influye en la micorrización (Smith y Read, 2008), por lo que es necesario hacer más búsqueda acerca de esta especie. Fracchia y colaboradores (2009) encontraron en *R. apetala* con una dominancia del tipo *Paris*, como la aquí reportada para *R. fusca*. Además, las pocas raíces revisadas de *Ruprechtia* aff. *pallida* mostraron colonización *Paris*, de la cual no se tenía un reporte previo. Estos resultados muestran que *Ruprechtia* es un género micorrízico arbuscular.

La familia Boraginaceae es un grupo de hospederos micorrízicos arbusculares (Wang y Qiu, 2006) y se añade a la lista a *Cordia elaeagnoides*, antes no reportada como hospedero. El único registro que se encontró del género en la SBC de México es de *C. alliodora* (Allen *et al.*, 1998). Allen y otros (1998), en Chamela, Jalisco, encontraron 25-60% de micorrización, presentando el mayor porcentaje en lluvias. El porcentaje fue más bajo para *C. elaeagnoides* en Oaxaca en secas.

Las estructuras arbusculares encontradas en los hospederos coinciden con lo reportado en otros trabajos de SBC (Allen *et al.*, 1998; Huante *et al.*, 1993; Rincón *et al.*, 1993). Las vesículas, esporas y los ovillos fueron los más comunes, mientras los arbusculos sólo se hallaron en *Achatocarpus* y las células auxiliares sólo en *Cordia*. En casi todas las plantas los porcentajes de colonización arbuscular fueron bajos (<27%); sin embargo, las estructuras arbusculares también nos aportan información indirecta sobre el estado en el que se encuentra el intercambio de nutrientes entre simbioses, así como la fenología de la planta y, por consiguiente, la estacionalidad. En Chamela se ha visto que la colonización y la esporulación presentan un patrón estacional (Allen *et al.*, 1998), por lo que es la respuesta de estos hongos hacia la sequía (Allen *et al.*, 1998; Lenoir *et al.*, 2016). En temporadas de lluvias, la colonización supera el 85%, pero cuando ocurren lluvias fuera de temporada, algunas plantas tienden a mostrar un incremento en la colonización, incluso superior a la mostrada en la temporada de lluvias (Allen *et al.*, 1998). Algunas raíces analizadas en *Achatocarpus* tuvieron una gran cantidad de hifas (*e. g.* figura 46D), lo que dificultó la observación; no obstante, los registros de precipitación muestran la ausencia de lluvias atípicas antes del muestreo (datos proporcionados por el Servicio Meteorológico Nacional, 2016), por lo que sugiere que estos hospederos tienen otra fuente de agua que permite el establecimiento y actividad de las micorrizas aún la temporada seca (idea que se desarrolla en el apartado del papel de las micorrizas en la temporada seca).

Otro punto importante a tratar sobre la SBC es el tipo de interfase de transferencia. En el establecimiento del tipo de interfase están implicados el hospedero (Smith y Smith, 1997), el hongo (Smith y Read, 2008) y el ambiente (Muthukumar *et al.*, 2006). El caso de los hospederos de *Achatocarpus* puede ser un ejemplo de la interacción de estos tres factores, a comparación de los otros hospederos, sólo en *Achatocarpus* se encontraron arbusculos, incluso en más de un sitio de muestreo, por lo que probablemente la interacción de *Achatocarpus* con sus simbioses facilite el desarrollo de arbusculos. Sin embargo, el ambiente puede ser el mayor determinante en el tipo de interfase presente, ya que los trabajos en SBC muestran una dominancia del tipo *Paris* (ver abajo).

En general, los árboles presentan una predominancia del tipo *Paris* (Fracchia *et al.*, 2009; Muthukumar *et al.*, 2006; *Cordia* y *Ruprechtia* en este trabajo); mientras que las hierbas, arbustos y pastizales tienen una dominancia del tipo *Arum* (Brundrett y Kendrick, 1990; Fracchia *et al.*, 2009, Muthukumar *et al.*, 2006). Aunque también se han visto árboles tropicales que forman una asociación tipo *Arum* (Wubet *et al.*, 2003) y arbustos tipo *Paris* (*Achatocarpus* en este trabajo). El tipo de interfase predominante en Oaxaca fue *Paris*. Esta dominancia hallada puede estar relacionada con la inactividad del hospedero ante el estrés hídrico (Smith y Smith, 1997); no obstante, Allen y otros autores (1998) también encontraron pocos arbusculos incluso en la temporada de lluvias. De hecho, en los bosques tropicales húmedos también hay una predominancia de ovillos (Alexander, 1989). Por todo esto, se ha estipulado que el tipo *Paris* es lo más común en los trópicos (Högberg, 1989; Smith y Smith, 1997).

Siguiendo con esta idea, aunque los arbusculos se han utilizado como indicadores de actividad micorrízica, se ha sugerido que los ovillos también pueden transferir nutrientes (Smith y Smith, 1997). Por lo tanto, debido a su capacidad de vivir como endófitos de raíz, cuando los hongos micorrizógenos arbusculares no presentan ni ovillos ni arbusculos, no hay transferencia de nutrientes (Brundrett, 2006). Así, aunque se encontraron muy pocos arbusculos, por la alta colonización de ovillos hallados en *Achatocarpus* es posible que siguiera activa la transferencia de nutrientes en algunos sitios de muestreo. Mientras que la baja cantidad de ovillos y la alta cantidad de vesículas halladas en los otros hospederos sugiere que la asociación dejaba de ser funcional conforme avanzaba la temporada seca.

Asociaciones micorrízicas en la SBC

En México, los trabajos micorrízicos en la SBC han demostrado la dominancia de la MAr (Allen *et al.*, 1998; Allen *et al.*, 2005; Montañón *et al.*, 2012; este trabajo). Aunque sólo dos estudios se han enfocado en la asociación ectomicorrizas (Alvarez-Manjarrez *et al.*, 2018; Hasselquist *et al.*, 2011), se han encontrado siete familias de hospederos. Estos trabajos ectomicorrízicos fueron realizados exclusivamente en la temporada de lluvias, por lo que no hay datos de este tipo de micorrización en la temporada seca. Allen y colaboradores (1998) hicieron una búsqueda del tipo de micorriza presente en 12 plantas de Chamela en las diferentes temporadas, pero sólo encontraron MAr. Una de las dificultades que enfrentan los estudios de ectomicorrizas en SBC es que es difícil discernir si hay o no hospederos debido a la poca frecuencia de la formación de esporomas y la alta incertidumbre de la identidad de las raíces en este ambiente tan diverso (Alvarez-Manjarrez, 2014; Bandala *et al.*, 2012; Hasselquist *et al.*, 2011). Para reducir esta incertidumbre, el muestreo de este trabajo se basó en las plantas previamente reportadas en México o con posibilidad de ser hospederos (Alvarez-Manjarrez, 2014) y se hizo un rastreo de las raíces antes de ser extraídas.

La co-ocurrencia de ECM y MAr se ha reportado en otros hospederos en ambientes Neotropicales (Moyersoen, 1993, citado por Haug *et al.*, 2014; Fracchia *et al.*, 2009; McGuire *et al.*, 2008). En esta tesis se reporta que las especies de *Achatocarpus* presentan co-ocurrencia de MAr y ECM en más de un sitio. Esta capacidad de doble asociación se ha sugerido como un facilitador para la

expansión de árboles ectomicorrízicos dominantes en las comunidades arbusculares (McGuire *et al.*, 2008). De acuerdo a la distribución de los árboles estudiados, los hospederos ECM no se encontraron rodeados de otros hospederos ECM. Así, se refuta la hipótesis de que la micorrización dual facilita el establecimiento de este tipo de hospederos en un ambiente dominado por las MAR. Sin embargo, la micorrización dual puede facilitar la obtención de recursos en la temporada seca (ver apartado de posible papel de las micorrizas en la temporada seca).

Aunque no fueron los objetivos de la tesis, también se reporta la presencia de abundantes hongos endófitos de septo obscuro (HEO; Dark septate endophytes) en las raíces de todos los hospederos con MAR (Anexo 5). Estos hongos, pertenecientes a Ascomycota, debido a que también se encuentran en las raíces jóvenes de sus hospederos, los HEO se han tomado en cuenta como otra posible micorriza (Allen, 2007; Heredia-Acuña, 2014; Jumpponen y Trappe, 1998; Khodke, 2013; Muthukumar *et al.*, 2006; Peterson *et al.*, 2004). Se han encontrado en 600 hospederos de ecosistemas tropicales a árticos, lo cual muestra una ausencia de especificidad y una amplia distribución (Jumpponen y Trappe, 1998). Muchos de estos hospederos forman algún tipo de micorrización, reportándose en estudios de campo junto con las MAR y ECM (Fracchia *et al.*, 2009, Khodke, 2013; Muthukumar *et al.*, 2006). De hecho, la dual asociación HEO y MAR es común en ambientes semiáridos (Fracchia *et al.*, 2009; Muthukumar *et al.*, 2006), sugiriendo que cumplen un papel en este ecosistema (Fracchia *et al.*, 2009; Muthukumar *et al.*, 2006; Mandyam y Jumpponen, 2005). Incluso se han reportado dentro de puntas ectomicorrizadas, por lo que Jumpponen y Trappe (1998) propusieron que los HEO son una opción para la obtención de nutrientes en los periodos que las MAR y/o ECM no se encuentran activas.

El posible papel de las micorrizas en la temporada seca

Factores no fúngicos en la sobrevivencia a la falta de agua

Plantas heliófilas

Algo notable fue que algunas ectomicorrizas de *C. barbadensis*, *C. liebmannii* y *Achatocarpus* spp. estuvieron turgentes, tomando en cuenta el tiempo de sequía y la gran cantidad de raíces secas. Las descripciones de los lugares donde se encontró *Achatocarpus* spp. coinciden con las de selva mediana subcaducifolia (Salas-Morales *et al.*, 2003). Este tipo de lugares tiene más humedad que sustenta una vegetación verde por más tiempo a comparación de la SBC (Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990). Por lo tanto, hay la suficiente humedad para mantener la colonización micorrízica viva. En cambio, *C. liebmannii* y *C. barbadensis* se encontraron en un lugar de SBC. *C. liebmannii* mantiene sus hojas en temporada seca y las tira en la temporada lluviosa, por lo que es una planta heliófila (Fanjul y Barradas, 1985; Huante *et al.*, 2002; Janzen, 1970; Sánchez-Lieja, 2006). Aunque *C. barbadensis* se ha registrado en la selva mediana subcaducifolia (Salas-Morales *et al.*, 2003), el que se haya encontrado junto a *C. liebmannii* en la SBC quiere decir que también puede adoptar este comportamiento.

A diferencia de otras especies heliófilas, como *Bonellia macrocarpa* subsp. *pungens* (Janzen, 1970; Ståhl y Källersjö, 2004), *C. liebmannii* crece cerca de árboles más altos (Fanjul y Barradas, 1985). Esto baja la radiación incidente y mantiene a los estomas abiertos por más tiempo (Fanjul y Barradas, 1985). Sin embargo, mientras avanza y se intensifica la temporada seca, la conducta estomática cambia, cerrándose los estomas antes del mediodía y por más tiempo, disminuyendo la fotosíntesis (Barradas y Glez-Medellín, 1999; Fanjul y Barradas, 1985). Se ha visto que el rocío, formado por la condensación de la humedad atmosférica (Sharma, 1976), afecta la conductancia estomática y ayuda a las plantas a soportar el estrés hídrico (Barradas y Glez-Martínez, 1999). En la SBC de Chamela se han registrado 89 días del año (25%) con presencia de rocío, aumentando la cantidad a finales de la temporada seca. Este cambio en la conducta estomática permite que *C. liebmannii* almacene 9 días más de agua (Barradas y Glez-Martínez, 1999). De hecho, al rocío se le considera otra fuente de agua, importante en ecosistemas áridos y semiáridos, donde también reduce la evapotranspiración del agua del suelo (Sharman, 1976). Estos factores ambientales ayudan a que la planta pueda seguir fotosintetizando, por lo cual el hongo seguirá obteniendo recursos.

El comportamiento heliofílico es una estrategia para evitar la competencia interespecífica, obteniendo recursos mientras los árboles cercanos están en latencia (Janzen, 1970), así como evitar el daño por herbivoría debido a la reducida presencia de animales (Sánchez-Lieja, 2006); esto último se ha comprobado en *Bonellia nervosa*, una planta con MAr (Sánchez-Lieja, 2006, Ståhl y Källersjö, 2004). Al evitar todos esos eventos dañinos, la planta invierte menos en la producción de defensas químicas (Sánchez-Lieja, 2006). Así, posiblemente estos recursos son utilizados para cumplir otras funciones, como es el mantener a su simbionte micorrízico, mientras obtienen agua y nutrientes juntos.

Redistribución hidráulica

La dinámica hídrica en la selva baja es un proceso complejo en el que influyen las condiciones físicas del lugar, el tipo de hospederos y de hongos, entre otros factores (Allen, 2011). Por consiguiente, la sequía puede tener o no efectos marcados en la colonización micorrízica (Querejeta *et al.*, 2007a). En esta temporada, el acceso al agua en la selva baja es completamente heterogéneo (Balvanera *et al.*, 2010; Allen, 2011), dirigiendo la distribución vegetal y afectando la fenología (Balvanera *et al.*, 2010; Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990).

Se ha visto que la elevación, la pendiente y la insolación son los principales factores condicionantes de la disponibilidad del agua, disminuyendo el acceso al agua subterránea, aumentando el escurrimiento o la evapotranspiración (Balvanera *et al.*, 2010). Así, en los valles y riveras de este ecosistema, los árboles mantienen sus hojas alrededor de 3 meses más, mientras que en las colinas las pierden iniciada la sequía, a excepción de las especies heliófilas (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Janzen, 1970; Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990; Sánchez-Lieja, 2006). Los sitios de muestreo tuvieron variaciones en estos factores, por lo que la cantidad de agua de cada sitio pudo influir en la colonización y en la identidad del hongo micorrizógeno.

Además, las plantas han desarrollado diferentes estrategias para mantener el acceso a este recurso, como las raíces profundas, el almacenamiento de agua, la fenología y el contenido de agua en su tallo para soportar una mayor insolación (Balvanera *et al.*, 2010). También, se ha visto que en hospederos micorrízicos de ambientes estacionales ocurre la distribución hidráulica durante la sequía, es decir, cuando la transpiración cesa, ocurre el transporte pasivo de agua a través de las raíces y su posterior liberación en lugares más secos (Caldwell *et al.*, 1998; Lee *et al.*, 2005; Querejeta *et al.*, 2003, 2007a). Esta redistribución de agua subterránea puede modificar el clima, bajando la temperatura 2 °C; rellenar los mantos acuíferos más rápido que la capilaridad o percolación, y mantener activas a las plantas en sequía (Caldwell *et al.*, 1998; Lee *et al.*, 2005; Lehto y Zwiazek, 2011; Querejeta, 2003, 2007a). Pero los hongos micorrizógenos resultan beneficiados directamente de este proceso. Se ha visto que esta agua, en vez de ser exudada al suelo por las raíces, se transfiere a los hongos micorrízicos (sin beneficiar a hongos saprobios o parásitos; Egerton-Warburton *et al.*, 2008; Querejeta *et al.*, 2003, Querejeta *et al.*, 2007a). Esta agua que reciben los hongos micorrízicos, a su vez, puede ser exudada al suelo, facilitando la solubilización y absorción de los nutrientes en suelos secos (Egerton-Warburton *et al.*, 2008; Querejeta *et al.*, 2003), así como ser transferida a otros árboles a través de la red micorrízica (Egerton-Warburton *et al.*, 2007).

Aunque no se encontraron estudios sobre la redistribución hidráulica en la SBC de la costa oaxaqueña, sí se han realizado en Yucatán (Querejeta *et al.*, 2006, 2007b; Hasselquist *et al.*, 2010). En la SBC del noroeste de la península de Yucatán, no se encontró aprovechamiento del agua por medio de la redistribución hidráulica (Querejeta *et al.*, 2006, 2007b). En contraste, en El Edén, al noreste de la península, la redistribución hidráulica se utiliza en muy baja cantidad en sequía (Hasselquist *et al.*, 2010). Contrario a lo que se piensa, en ese lugar las plantas perennifolias se mantienen al aprovechar el agua retenida en el suelo poco profundo y aunque las plantas las caducifolias sí tienen acceso al agua profunda, tampoco la aprovechan en gran medida (Querejeta *et al.*, 2007b). A pesar de que en la SBC de la península no se encontró que la redistribución fuera común, dadas las diferencias físicas entre las áreas de estudio es necesario hacer este tipo de estudio en la costa oaxaqueña y concluir si la redistribución hidráulica es o no un medio de obtención de agua para los hongos micorrízicos y sus hospederos.

Factores fúngicos en la sobrevivencia a la temporada seca

Muchas plantas muestran los efectos de la sequía cuando el suelo se ha secado a -0.2 MPa. A -1.5 las plantas empiezan a marchitarse y cuando el suelo ha llegado a -3 Mpa, estas mueren, incluidas las especies xéricas (Augé *et al.* 2001b). El que las plantas en la SBC tiren sus hojas puede ser un indicio de que el suelo se seca a mínimo -1.5 MPa. No obstante, hay registro de hongos ECM y MAR resisten potenciales hídricos de entre -4 y -5 MPa (Allen, 2007).

En los trabajos que se han realizado sobre la actividad de las micorrizas bajo las condiciones de estrés hídrico, los géneros de los hongos ectomicorrizógenos que se han estudiado y muestran resistencia son *Thelephora*, *Cenococcum*, *Nothofagus*, *Rhizopogon*, *Pisolithus* y *Scleroderma* (Egerton-Warburton *et al.*, 2007; Lehto, 1992; Lehto y Zwiazek, 2011; Querejeta *et al.*, 2007; Wu *et al.*, 1999;). Con lo que respecta a los hongos arbusculares son *Acaulospora*, *Endogone*, *Entrophospora*, *Glomus*, *Gigaspora* y *Scutellorhiza* (Augé, 2001; Augé, 2004; Duan *et al.*, 1996;). De los anteriores hongos, los que ya se han reportado en la SBC de México son *Thelephora* (Alvarez-Manjarrez *et al.*, 2018; Ramírez-López *et al.*, 2012), *Acaulospora*, *Glomus*, *Gigaspora* y *Scutellorhiza* (Allen *et al.*, 1998; Allen *et al.*, 2003; Guadarrama *et al.*, 2007; Guadarrama *et al.*, 2014). Comparando las características morfológicas de ambos tipos de micorrización hallados en los hospederos de Oaxaca con los trabajos previos, se da una inferencia sobre cuáles son, por lo menos, los géneros presentes en la SBC en la temporada seca; además de su posible papel en la dinámica bajo esta temporada, de acuerdo a los procesos que realizan para ayudar a su hospedero.

El linaje /tomentella-thelephora es uno de los más frecuentes a nivel mundial, con especies tropicales mostrando una preferencia hacia las condiciones de sequedad (Alvarez-Manjarrez *et al.*, 2016). En la SBC de Chamela se reportó a *Thelephora versatilis*, *Th. pseudoversatilis*, *Tomentella* sp. y *To. brunneincrustedata* (Alvarez-Manjarrez *et al.*, 2016, 2018). *Thelephora versatilis* y *Tomentella* sp. 1 se han reportado como simbioses generalistas, encontrándose en 4 y 7 hospederos, respectivamente, siendo *A. gracilis* la única especie vegetal en común (Alvarez-Manjarrez *et al.*, 2018). Es interesante el que las especies de este linaje se consideren generalistas porque hay especies que se ha visto son muy resistentes a las condiciones de estrés hídrico (e. g. *Thelephora terrestris*; Lehto, 1992).

La presencia de vesículas y células auxiliares puede coincidir con alguno de los cuatro géneros ya reportados. Las células auxiliares sólo se presentan en *Gigaspora* y *Scutellospora*; mientras que las vesículas en la mayoría de los géneros arbusculares, entre los que están *Glomus* y *Acaulospora* (Souza, 2015). Se ha dicho que las especies de *Gigaspora* son demandantes de carbono debido a la abundante formación de micelio y al gran tamaño de sus esporas; por esta razón, se asocia con árboles grandes que puedan sustentar a estas especies (Allen *et al.*, 2003; Guadarrama *et al.*, 2007; este trabajo). Esto es evidente en suelos perturbados, donde *Glomus* predomina a comparación de *Gigaspora* y *Scutellospora* (Allen *et al.*, 2003; Guadarrama *et al.*, 2007), o en temporadas de estrés hídrico, cuando la única especie viva que ha encontrado en la SBC de Chamela es *Glomus gerdemannii* (Allen *et al.*, 1998). En general, *Glomus* y *Acaulospora* se han sugerido que poseen un amplio rango de tolerancia a las condiciones ambientales o disturbios (Guadarrama *et al.*, 2007; Guadarrama *et al.*, 2014); en contraste, *Gigaspora* es poco tolerante a los disturbios al encontrarse en parcelas agrícolas abandonadas por años y lugares conservados, con un aumento en su esporulación en lugares con una alta diversidad vegetal (Guadarrama *et al.*, 2007, 2014). Sin embargo, en otra región de Oaxaca con SBC, se encontró que *Gigaspora gigantea* es la única especie arbuscular en la temporada seca (Guadarrama *et al.*, 2014). Sin embargo, la ornamentación nudosa de las células auxiliares halladas en el presente trabajo (figura 48E)

coincide con lo descrito para *Scutellospora* (Souza, 2015), por lo que quizás este género también pueda resistir esas condiciones.

Estos hongos micorrizógenos resistentes a los ambientes contrastantes, por medio de diversos mecanismos, pueden ayudar a las plantas a sobrevivir las condiciones adversas de la temporada seca (Augé, 2001; Lehto y Zwiazek, 2011). El mecanismo que más se ha estudiado es la influencia por parte de las micorrizas en la nutrición de la planta (Augé, 2001). El P proporcionado por las micorrizas arbusculares afecta la concentración de ácido absísico y su efecto sobre los estomas (Augé, 2001; Duan *et al.*, 1996). La sequedad en el suelo limita el movimiento de N y su absorción por parte de la planta. Los hongos arbusculares también son eficientes en la absorción de amonio (Allen, 2011). Por esto, la persistencia de micelio arbuscular en la sequía (Querejeta *et al.*, 2007a) puede evitar la percolación de N (Allen, 2011). Algunas ectomicorrizas también siguen absorbiendo N a partir de amonio y nitrato en la temporada seca (Wu *et al.*, 1999). En este caso, el hecho de que un hospedero presente colonización ectomicorrízica en la temporada seca en un ambiente dominado por micorrizas arbusculares, es importante, ya que al tirar las hojas las otras plantas, muchas hifas arbusculares empiezan a morir por la falta de C, liberando los nutrientes; es entonces que la ectomicorriza puede aprovechar este N.

El manto de las ECM se ha mencionado que puede ser una ventaja en hábitats estacionales por tener una función de almacén de P, N y C (Högberg, 1989; Majidi *et al.*, 2001; Smith y Read, 2008). El manto grueso visto en algunos lugares puede ser muy útil cuando se recrudece la temporada de sequía. Los dos hospederos que tuvieron micorrizas con mantos gruesos fueron *C. barbadensis* y *C. liebmannii*, las cuales tienen actividad metabólica y, por consiguiente, necesitan nutrientes en sequía. De acuerdo a esto, quizás la asociación inicia su actividad a finales de la temporada de lluvias, obteniendo todos los nutrientes posibles antes de que el suelo se seque, y posteriormente utilizarlos conforme avanza la temporada seca.

Además de tener una función de almacén, el manto puede afectar directamente el transporte de agua hacia la planta. Al introducirse entre las células vegetales, modifica la conductancia de la raíz, dado que las paredes de ambos organismos se unen en una matriz común. Sin embargo, en el caso del transporte simplástico (*i.e.* transporte de célula a célula a través de los plasmodesmos), las células vegetales y fúngicas no están unidas, por lo que se disminuye la velocidad de transporte (Lehto y Zwiazek, 2011). Esta baja en el transporte simplástico se ve compensada por el aumento de la expresión de acuaporinas en el hospedero (Lehto y Zwiazek, 2011; Smith y Read, 2008).

Pero no sólo ayudan modificando fisiológicamente a su hospedero. Las MAr y las ECM, por medio de sus hifas extraradicales, pueden afectar directamente a la planta. Cuando el suelo se seca, el papel de las micorrizas crece, ya que el agua es retenida en los ultramicroporos (alrededor de 2 μm), donde las raíces no pueden crecer (Allen, 2007, 2011). En ambientes con sequía estacional, aunque el micelio externo que se encuentra en la parte superficial del suelo se muere, a una profundidad de 1.40 m se mantiene vivo debido a que hay una humedad constante (Querejeta *et al.*, 2007a). A esas profundidades, se han encontrado hifas dentro de la roca madre, lo cual permite la absorción del agua filtrada y retenida dentro de esta (Allen, 2011; Querejeta *et al.*,

2007a). Esto es importante en los ambientes estacionales, ya que mientras vuelve la temporada de lluvias y se regeneran las raíces superficiales, las micorrizas pueden mantenerse y mantener a su hospedero activo en ausencia de lluvia al aprovechar el agua atrapada en el subsuelo (Majdi *et al.*, 2001; Querejeta *et al.*, 2007a).

Sin embargo, las hifas no sólo facilitan la absorción del agua. Otra forma que las hifas tienen de mitigar la falta de agua es la de modificar la arquitectura del suelo. Esta modificación en los agregados permite que la curva de retención de humedad de suelo aumente (Augé *et al.*, 2001; Augé, 2004). Al modificar la capacidad de retención de humedad del suelo, las micorrizas tienen una mayor cantidad de agua para absorber que se quedó atrapada entre los microporos. Teniendo en cuenta que las micorrizas arbusculares son abundantes en los suelos de los ecosistemas tropicales es evidente que las MAr pueden ser un componente importante en la retención de humedad del suelo de este ecosistema. De hecho, un descubrimiento clave es que el suelo con presencia previa de micorrizas arbusculares, afectó la fisiología de plantas no micorrizadas (Augé, 2004), algo por lo que es posible que las plantas ectomicorrízicas se vean beneficiadas. En el caso de las ectomicorrizas, no se encontraron trabajos que midieran la cantidad de micelio externo, por lo que no se sabe el alcance de éstas en la modificación del suelo, aunque se estima que puede ser igual a la de las micorrizas arbusculares (Lehto y Zwiazek, 2011).

Al comparar los resultados con el trabajo que se realizó en la SBC de Chamela (Alvarez-Manjarrez, 2014), se encontró que algunas de las características de los morfotipos son comunes. Entre estas similitudes está la ausencia de ramificación, el tipo de exploración del suelo y la coloración. Estas características pueden que cumplan un papel ante las condiciones adversas de los ambientes estacionales. Los morfotipos no ramificados es frecuente encontrarlos en suelos con una alta disponibilidad de nutrientes, además del hecho que tienen un tiempo de vida más amplio, comparado con las puntas ramificadas (Majdi *et al.*, 2001). A la larga, la mayor cantidad de duración de las hifas en este tipo de morfotipos puede ayudar al ahorro de nutrientes en un tiempo en el que la mayoría de estos están inmovilizados.

Otra característica que se encontró frecuente en este ambiente es el tipo de exploración del suelo de la ectomicorriza. En su mayoría, los morfotipos presentaron los tipos de exploración de contacto y corto alcance (Alvarez-Manjarrez, 2014; este trabajo). Estos tipos de exploración se caracterizan por la escasa presencia de hifas extraradicales (contacto) y de poca longitud (corto alcance), con la ausencia de rizomorfos, y en general con la propiedad de ser hidrofílico (Agerer, 2001, 2006; Lehto y Zwiazek, 2011). *Cenococum* se ha descrito con la presencia de exploración de contacto (Agerer, 2006; Smith y Read, 2008), mientras que *Thelephora* y *Tomentella* tienen una variación de contacto a medio alcance (Agerer, 2006; Alvarez-Manjarrez, 2014; Smith y Read, 2008). El que estos tipos de contacto predominen en esta temporada no está claro, ya que se esperaría que los tipos de mediano a largo alcance sean los que dominen en este ambiente y en esa temporada debido a que podrían tomar más agua del suelo a mayores distancias (Lehto y Zwiazek, 2011). Quizás el papel de estos tipos de exploración radica en su carácter hidrofílico. Mientras más se agrave el estrés hídrico, las plantas activas inician la fotosíntesis más temprano al amanecer, con mayor actividad fotosintética antes del mediodía (Barradas y Glez-Medellín, 1999).

Así, posiblemente evita que el agua proveniente de la planta, incluida la de la redistribución hidráulica nocturna, no se disperse en el suelo, permitiendo la rápida reabsorción de nutrientes y de agua al amanecer, cuando se reinicia la transpiración, antes de que el suelo se seque a lo largo del día.

Estos morfotipos mostraron otra característica en común: su melanización. Al igual que en los HEO (Jumpponen y Trappe, 1998), en el hongo ectomicorrízico *Cenococcum geophilum* (Ascomycota) se ha comprobado que la melanina tiene un papel fundamental en la sobrevivencia bajo el estrés hídrico (Fernandez y Koide, 2013). Estos autores discuten que la melanina reduce la porosidad de la pared celular, reduciendo la tasa de pérdida de agua; ayuda a mantener osmolitos claves bajo la falta de agua; y neutraliza los radicales libres creados bajo estrés hídrico. Muchos morfotipos hallados en Oaxaca se encontraron melanizados, lo cual quizás también ayuda a bajar la tasa de pérdida del agua que reciben del hospedero y/o el medio. Sin embargo, Fernandez y Koide (2013) aclaran que aún no se tienen datos sobre si la melanina de los Basidiomycota, que se biosintetiza a través de otra ruta, tiene propiedades similares a la de *C. geophilum*.

En conjunto, los hongos micorrizógenos pueden mantener bien nutridas a las plantas bajo estas condiciones de secas. La concentración de P, C y N afecta la conducta estomática, la transpiración y, por consiguiente, el balance hídrico de la planta (Augé, 2001; Lehto y Zwiazek, 2011). Sin embargo, muchas veces los efectos dependen de la especie de hospedero y simbiote (Lehto y Zwiazek, 2011). En el caso de la SBC, debido a que aún hay muchos campos para explorar, quedan por confirmar muchas de las ideas aquí expuestas, principalmente de las ectomicorrizas, de las cuales se empieza a descubrir su importancia en la dinámica de este ambiente, incluso en la ausencia de lluvias.

CONCLUSIÓN

Todos los hospederos presentaron micorrización en temporada de secas. De *Coccoloba barbadensis* y *C. liebmannii* se registra por primera vez su asociación ectomicorrízica, mientras que de *Achatocarpus*, *C. elaeagnoides*, *Ruprechtia* y *Ruprechtia fusca*, su asociación con Glomeromycotina. También se comprobó el estatus ectomicorrízico de *Achatocarpus*. *Achatocarpus* fue el único género con micorrización dual.

Los morfotipos de las ectomicorrizas de la SBC en época de secas no presentan ramificación, tienen exploración de contacto y la mayoría son melanizadas. En cuanto a la colonización arbuscular fue el tipo de micorriza más abundante, todo fue del tipo *Paris* con vesículas. El porcentaje de micorrización arbuscular corresponde con los reportes previos. No pudimos reconocer taxonómicamente a ningún hongo asociado a las plantas estudiadas.

La actividad de la micorriza depende de la fenología. En estas asociaciones se encontraron indicios, que falta probar, sobre la ayuda para sobrevivir por parte de los hongos, así como una manutención por parte de la planta a pesar de las condiciones adversas del ecosistema. Un ejemplo claro es la situación de *C. barbadensis* y *C. liebmannii*, especies activas en sequía sin una aparente fuente de agua.

BIBLIOGRAFÍA

- Agerer, R. (ed.) (1993). *Colour atlas of ectomycorrhizae: with glossary*. Einhorn-Verlag
- (2001). Exploration types of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza* 11: 107-114
 - (2006). Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. *Mycological Progress* 5: 67-107
- Alexander, I. (1989). Mycorrhizas in tropical forests. En: Proctor, J. *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*. Blackwell, Oxford, UK
- (2006). Ectomycorrhizas - out of Africa? *New phytologist* 172: 589-591
- Allen, E. B., Rincón, E., Allen, M. F., Pérez-Jimenez, A. y Huante, P. (1998). Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a Tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica* 30 (2): 261-274
- Allen, E. B., Allen, M. F., Egerton-Warburton, L., Corjidi, 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, M. F. (2001). Modeling arbuscular mycorrhizal infection: is % infection an appropriate variable? *Mycorrhiza* 10: 255-258
- (2007). Mycorrhizal fungi: Highways for water and nutrients in arid soils. *Vadose Zone Journal* 6: 291-297
 - (2009). Bidirectional water flows through the soil-fungal-plant mycorrhizal continuum. *New Phytologist* 182: 290-293
 - (2011). Linking water and nutrients through the vadose zone: a fungal interface between the soil and plant systems. *Journal of Arid Land* 3 (3): 155-163
- Allen, M. F. y Rincon, E. (2003). The changing global environment and the Lowland Maya: past patterns and current dynamics. En: Gómez-Pompa, A., Allen, M. Fedrick, S. L. y Jimenez-Osornio, J. J. (eds). *The lowland Maya: three millennia at the human-wildland interface*. Haworth, New York
- Allen, M. F., Klironomos, J. N., Treseder, K. K., y Oechel, W. C. (2005a). Responses of soil biota to elevated CO² in a chaparral ecosystem. *Ecological Applications* 15(5): 1701-1711
- Allen, M. F., Allen, E. B., y Gómez-Pompa, A. (2005b). Effects of mycorrhizae and nontarget organisms on restoration of a seasonal tropical forest in Quintana Roo, Mexico: Factors limiting tree establishment. *Restoration ecology* 13 (2): 325-333

- Alvarez-Manjarrez, J. (2012). Caracterización morfológica de dos ectomicorrizas asociadas a *Coccoloba uvifera* L. e identificación del microbionte con base en la región ITS del DNAr en una población de la comunidad La Ribera, Tampico Alto, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología campus Xalapa, Universidad Veracruzana, México
- (2014). Diversidad de ectomicorrizas en la selva tropical de Chamela, Jalisco. Tesis de Maestría, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México
- Alvarez-Manjarrez, J., Garibay-Orijel, R. y Smith, M. E. (2018). Caryophyllales are the main hosts of a unique set of ectomycorrhizal fungi in a Neotropical dry forest. *Mycorrhiza* 28 (2), 103-115
- Alvarez-Manjarrez, J., Villegas-Ríos, M., Garibay-Orijel, R., Contreras-Pacheco, M. y Kõljalg, U. (2016). *Tomentella brunneoincrustedata*, the first described species of the Pisonieae-associated Neotropical *Tomentella* clade, and phylogenetic analysis of the genus in Mexico. *Mycological Progress* 15: 10 DOI 10.1007/s11557-015-1152-x
- Andrade, A. C. S., Queiroz, M. H., Hermes, R. A. L. Y Oliveira, V. L. (2000). Mycorrhizal status of some plants of the Araucaria forest and the Atlantic rainforest in Santa Catarina, Brazil. *Mycorrhiza* 10: 131-136
- Ashford, A. E. y Allaway, W. G. (1985). Transfer cells and Hartig net in the root epidermis of the sheathing mycorrhiza of *Pisonia grandis* R. BR. from Seychelles. *New Phytologist* 100: 595-612
- Augé, R. M. (2001). Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11: 3-42
- (2004). Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Canadian Journal of Soil Science* 84: 373-381
- Augé, R. M., Stodola, A. J. W., Tims, J. E. y Saxton, A. M. (2001). Moisture retention properties of a mycorrhizal soil. *Plant and Soil* 230: 87-97
- Balvanera, P., Quijas, S. y Pérez-Jiménez, A. (2010). Distribution patterns of tropical dry forest trees along a mesoscale water availability gradient. *Biotropica* 43(4): 414-422
- Bandala, V. M., Montoya, L. y Villegas, R. (2012). *Tremelloscypha gelatinosa* (Sebacinales) from tropical deciduous *Gymnopodium* forest in southern Mexico. *Mycotaxon* 118: 147-157
- Barradas, V. L y Glez-Medellín, M. G. (1999). Dew and its effect on two heliophile understory species of a tropical dry deciduous forest in Mexico. *International Journal Biometeorology* 43: 1-7

- Berbara, R. L. L., Souza, F. A. y Fonseca, H. M. A. C. (2006). Fungos micorrízicos arbusculares: muito além da nutrição. En: Fernandes, M. S. (Ed.), *Nutrição Mineral de plantas*. SBCS, Viçosa, 54-79
- Breedlove, D. E. (1986). *Flora de Chiapas*. Listados florísticos de México. Fascículo 4. Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- Brundrett, M. y Kendrick, B. (1990). The roots and mycorrhizas of herbaceous woodland plants. II. Structural aspects of morphology. *New Phytologist* 114: 469-479
- Brundrett, M. C. (2004). Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological Reviews* 79: 473-495
- (2006). Understanding the roles of multifunctional mycorrhizal and endophytic fungi. En: Schulz, B., Boyle, C. y Sieber, T. (Eds.). *Microbial root endophytes*. Springer. 281-298
 - (2009). Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil* 320: 37-77
- Bullock, S. H. y Solís-Magallanes, J. A. (1990). Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22(1): 22-35
- Bullock, S. H. (2002). La fenología de plantas en Chamela. En: Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H., García-Aldreta, A. N y Quesada-Avedaño, M. (Eds.). *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 491-498
- Calderón, S. y Standley, P.C. (1944). Lista preliminar de plantas de El Salvador. Imprenta Nacional. 2a edición. San Salvador.
- Caldwell, M. M., Dawson, T. E y Richards, J. H. (1998). Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots plants. *Oecologia* 113: 151-161
- Camargo-Ricalde, S. L., Dhillon, S. S. y Jiménez-González, C. (2003). Mycorrhizal perennials of the "matorral xerófilo" and the "selva baja caducifolia" communities in the semiarid Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Mycorrhiza* 13: 77-83
- Camilo-Villegas, J., Breshears, D. D., Zou, C. B. y Law, D. J. (2010). Ecohydrological controls of soil evaporation in deciduous drylands: How the hierarchical effects of litter, patch and vegetation mosaic cover interact with phenology and season. *Journal of Arid Environments* 74: 595-602
- Castillejos-Cruz, C. y Solano, E. (2008). Familia Polygonaceae. *Flora del bajío y de regiones adyacentes*. Fascículo 153. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Herbario FEZA, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

- Chimal-Sánchez, E., Montaña, N. M., Camargo-Ricalde, S. L., García-Sánchez, R. y Hernández-Cuevas, L. V. (2016). Nuevos registros de hongos micorrizógenos arbusculares para México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 242-247
- Corrales, A., Arnold, A. E., Ferrer, A., Turner, B. L. y Dalling, J. W. (2016). Variation in ectomycorrhizal fungal communities associated with *Oreomunnea mexicana* (Juglandaceae) in a Neotropical montane forest. *Mycorrhiza* 26: 1-17
- Cowan C.P. 1983. *Flora de Tabasco*. Listados Florísticos de México I. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Cué-Bär, E. M., Villaseñor, J. L., Arredondo-Amezcuca, L., Cornejo-Tenorio, G., Ibarra-Manríquez, G. (2006). La flora arbórea de Michoacán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 78: 47-81
- Dearnaley, J. D. W, y Cameron, D. D. (2017). Nitrogen transport in the orchid mycorrhizal symbiosis – further evidence for a mutualistic association. *New Phytologist* 213: 365-379
- Dickie, I. A. (2007). Host preference, niches and fungal diversity. *New phytologist* 174: 230-233
- Diédhiou, A. G., Selosse, M.-A., Galiana, A., Diabaté, M., Dreyfus, B., Bâ, A. M., de Faria, S. M. y Béna, G. (2010). Multi-host ectomycorrhizal fungi are predominant in a Guinean tropical rainforest and shared between canopy trees and seedlings. *Environmental microbiology* 12(8): 2219-2232
- Diédhiou, A. G., Ebeneye, H., Selosse, M.-A., Awana, N. O., y Bâ, A. M. (2014). Diversity and community structure of ectomycorrhizal fungi in mixed and monodominant African tropical rainforest. En A. M. Bâ, K. L. McGuire, y A. G. Diédhiou (Eds.), *Ectomycorrhizal symbioses in tropical and neotropical forests* CRC Press, 1-8
- DRYFLOR (2016). Plant diversity patterns in Neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353(6306): 1383-1387
- Duan, X., Neuman, D. S., Reiber, J. M., Green, C. D., Saxton, A. M. y Augé, R. M. (1996). Mycorrhizal influence on hydraulic and hormonal factors implicated in the control of stomatal conductance during drought. *Journal of experimental botany*, Vol. 47, No. 303, 1541-1550
- Egerton-Warburton, L. M., Querejeta, J. I. y Allen, M. F. (2007). Common mycorrhizal networks provide a potential pathway for the transfer of hydraulically lifted water between plants. *Journal of Experimental Botany* 58(6): 1473-1483
- (2008). Efflux of hydraulically lifted water from mycorrhizal fungal hyphae during imposed drought. *Plant signaling & Behavior* 3(1): 68-71
- Fanjul, L. y Barradas, L. (1985). Stomatal behaviour of two heliophile understory species of a tropical deciduous forest in Mexico. *Journal of Applied Ecology* 22: 943-954

- Fernandez, C. W. y Koide, R. T. (2013). The function of melanin the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum* under water stress. *Fungal Ecology* 6: 479-486
- Fracchia, S., Aranda, A., Jopar, A., Silvana, V., Fernandez, L. y Godets, A. (2009). Mycorrhizal status of plant species in the Chaco Serrano woodland from central Argentina. *Mycorrhiza* 19: 205-214
- Gange, A. C. y Brown, V. K. (2002) Actions and interactions of soil invertebrates and arbuscular mycorrhizal fungi in affecting the structure of plant communities. En: M. G. van der Heijden, y I. R. Sanders (Eds.), *Mycorrhizal ecology*, Springer, 321-344
- 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 ecosystem. *Mycorrhiza* 19: 47-60
- Gordon, J. E., Hawthorne, W. D., Reyes-García, Alberto, Sandoval, G. y Barrance, A. J. (2004). Assessing landscapes: a case study of tree and shrub diversity in the seasonally dry forest of Oaxaca, Mexico and southern Honduras. *Biological Conservation* 117: 429-442
- Guadarrama, P., Camargo-Ricalde, S. L., Hernández-Cuevas, L. y Castillo-Argüero, S. (2007). Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81: 131-137
- 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. *Pedobiologia* 57: 87-95
- Hasselquist, N. J., Allen, M. F. y Santiago, L. S. (2010). Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia* 164: 881-890
- Hasselquist, N. J., Douhan, G. W. y Allen, M. F. (2011). First report of the ectomycorrhizal status of boletes on the Northern Yucatan Peninsula, Mexico determined using isotopic methods. *Mycorrhiza* 21: 465-471
- Haug, I., Weiß, M., Homeier, J., Oberwinkler, F. y Kottke, I. (2005). Russulaceae and Thelephoraceae form ectomycorrhizas with members of the Nyctaginaceae (Caryophyllales) in the tropical mountain rain forest of southern Ecuador. *New Phytologist* 165: 923-936
- Haug, I., Kottke, I. y Suárez, J. P. (2014). Ectomycorrhizas of three species of Nyctaginaceae in the tropical mountain rain forest of South Ecuador. En: Bâ, A. M., McGuire, K. L, y Diédhiou, A. G. (eds). *Ectomycorrhizal Symbioses in Tropical and Neotropical Forest*. CRC Press, 19-28
- van der Heijden, M. G., y Sanders, I. R. (2002). Mycorrhizal ecology: synthesis and perspectives. En: M. G. van der Heijden, y I. R. Sanders (Eds.), *Mycorrhizal ecology*, Springer, 441-456

- van der Heijden, M. G., Martin, F. M., Selosse, M.-A., y Sanders, I. R. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present and the future. *New phytologist* 205: 1406-1423
- van der Heijden, M. G. A. (2016). Underground networking. *Science* 352(6283): 290-291
- Henkel, T. W., Terborgh, J. y Vilgalys, R. J. (2002). Ectomycorrhizal fungi and their leguminous hosts in the Pakaraima Mountains of Guyana. *Mycological Research* 106(5): 515 – 531
- Henkel, T. W., Mayor, J. R., y Wolley, L. P. (2005). Mast fruiting and seedling survival of the ectomycorrhizal, monodominant *Dicymbe corymbosa* (Caesalpinaceae) in Guyana. *New phytologist* 167: 543-556
- Heredia-Acuña, C., Alarcón, A., Hernández-Cuevas, L. V., Ferrera-Cerrato, R. y Almaraz-Suarez, J. J. (2014). Diversidad, ecología e importancia potencial de los hongos endófitos septados oscuros en México. *Botanical Science* 92(3): 321-333
- Hernández-Cuevas, L. V., Guadarrama-Chávez, P., Sánchez-Gallén, I y Ramos-Zapata, J. (2008). Micorriza arbuscular, colonización intraradical y extracción de esporas del suelo. En: Álvarez Sánchez, J., Monroy Ata, A. (eds). *Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración*. Facultad de Ciencias, 1a edición.
- Högberg, P. (1989). Roots Symbioses of trees in savannas. En: Proctor, J. *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*. Blackwell, Oxford, UK
- Houghton, R. A., Lefkowitz, D. S. y Skole, D. L. (1991). Changes in the landscape of Latin America between 1850 and 1985. I. Progressive loss of forest. *Forest Ecology and Management* 38: 143-172
- Howard, R. A. (1959). Studies in the genus *Coccoloba*, VII. A synopsis and key to the species in Mexico and Central America. *Journal of the Arnold arboretum* 40(1): 176-203
- Huante, P., Rincón, E. y Allen, E. B. (1993). Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in Mexico. *Mycorrhiza* 2: 141-145
- Huante, P., Barradas, V. L. y Rincón, E. (2002). Eco fisiología vegetal. En: Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H., García-Aldrete, A. N y Quesada-Avenidaño, M. (eds). *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 473-490
- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca, S. C., (1987). Lista florística de la Estación de Biología Los Tuxtlas. Listados florísticos de México VII. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Janos, D. P. (1996). Mycorrhizas, succession, and the rehabilitation of deforested lands in the humid tropics. En: *Fungi and environmental change*. Frankland, J. C., Magan, N. & Gadd, G. M. (eds.). Cambridge University Press, 129-162

- Janzen, D. H. (1970). *Jacquinia pungens*, a heliophile from the understorey of tropical deciduous forests. *Biotropica* 2(2): 112-119
- (1988). Tropical dry forest: The most endangered major tropical ecosystem. En: Wilson, E. O. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D. C.
- Jiménez-Ramírez, J., Martínez-Gordillo, M., Valencia-Ávalos, S., Cruz-Durán, R., Contreras-Jiménez, J. L., Moreno-Gutiérrez, E. y Calónico-Soto, J. (2003). Estudio florístico del Municipio Eduardo Neri, Guerrero. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie botánica* 74(1): 79-142
- Jumpponen, A. y Trappe, J. M. (1998). Dark septate endophytes: a review of facultative biotrophic root-colonizing fungi. *New Phytologist* 140: 295-310
- Khodke, S. P. (2013). Arbuscular Mycorrhizal fungi and dark septate endophytic association in *Curcuma* species. *International Journal of Innovations in Bio-Sciences* 3(1): 6-9
- Kiers, E. T., Duhamel, M., Beesetty, Y., Mensah, J. A., Franken, O., Verbruggen, E., Fellbaum, C. R., Kowalchuk, G. A., Hart, M. M., Bago, A., Palmer, T. M., West, S. A., Vandenkoornhuys, P., Jansa, J. y Bücking, H. (2011). Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science* 333(6044): 880-882
- Klein, T., Siegwolf, R. T. W. y Körner, C. (2016). Belowground carbon trade among tall trees in a temperate forest. *Science* 352 (6283): 342-344
- Knapp, D. G., Kovács, G. M., Zajta, E., Groenewald, J. Z. y Crous, P. W. (2015). Dark septate endophytic pleosporalean genera from semiarid areas. *Persoonia* 35: 87-100
- Koske, R. E., Gemma, J. N. y Flynn, T. (1992). Mycorrhizae in Hawaiian angiosperms: A survey with implications for the origin of the native flora. *American Journal of Botany* 79(8): 853-862
- Kottke, I. y Haug, I. (2004). The significance of mycorrhizal diversity of trees in the tropical mountain forest of southern Ecuador. *Lyonia* 7(1): 49-56
- Lee, J. E., Oliveira, R. S., Dawson, T. E. y Fung, I. (2005). Root functioning modifies seasonal climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(49): 17576-17581
- Lehto, T. (1992). Effect of drought on *Picea sitchensis* seedlings inoculated with mycorrhizal fungi. *Scandinavian Journal of Forest Research* 7: 177-182
- Lehto, T. y Zwiazek, J. J. (2011). Ectomycorrhizas and water relations of trees: a review. *Mycorrhiza* 21: 71-90
- Lenoir, I., Fontaine, J., Lounès-Hadj Sahraoui, A. (2016). Arbuscular mycorrhizal fungal responses to abiotic stresses: A review. *Phytochemistry* 123: 4-15

- Lilleskov, E. A., Bruns, T. D., Dawson, T. E. y Camacho, F. J. (2009). Water sources and controls on water-loss rates of epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps during summer drought. *New Phytologist* 182: 482-494
- Lira-Charco, E. M. y Ochoterena, H. (2012). Boraginaceae. En: *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Fascículo 110. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Lott, E. J. (1985). La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Listados florísticos de México III. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Majdi, H., Damm, E. y Nylund, J. E. (2001). Longevity of mycorrhizal roots depends on branching order and nutrient availability. *New Phytologist* 150: 195-202
- Mandyam, K. y Jumpponen, A. (2005). Seeking the elusive function of the root-colonizing dark septate endophytic fungi. *Studies in Mycology* 53: 173-189
- Margulis, L. (2002). *Paneta simbiótico. Un nuevo punto de vista sobre la evolución*. Madrid: Debate.
- Martínez, E., Sousa, M. y Ramos-Álvarez, C. H. (2001). *Región de Calakmul, Campeche*. Listados florísticos de México XXII. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Martínez-García, J. (1985). Achatocarpaceae. En: Gómez-Pompa (ed.). *Flora de Veracruz* 45: 1-6
- Martínez-Gordillo, M., Cruz-Durán, R., Castrejón-Reyna, J. F., Valencia-Ávalos, S., Jiménez-Ramírez, J. y Ruiz-Jiménez, C. A. (2004). Flora vascular de la porción guerrerense de la Sierra de Taxco, Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie botánica* 75(2): 105-189
- Martínez-Yrizar, A. y Sarukhán, J. (1990). Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* 6: 435-444
- Mayor, J. R. y Henkel, T. W. (2006). Do ectomycorrhizas alter leaf-litter decomposition in monodominant tropical forest of Guyana? *New phytologist* 169: 579-588
- McGuire, K. L., Henkel, T.W., Granzow de la Cerda, I., Villa, G., Edmund, F., y Andrew, C. (2008). Dual mycorrhizal colonization of forest-dominating tropical trees and the mycorrhizal status of non-dominant tree and liana species. *Mycorrhiza* 18(4):217-22
- Medina-Lemos, R. (2009). Achatocarpaceae. En: *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Fascículo 73. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. y Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491-505
- Miranda, F. y Hernández-X, E. (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): 111–126
- Murphy, P. G. y Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88
- Muthukumar, T., Senthilkumar, M., Rajangam, M., Udaiyan, K. (2006). Arbuscular mycorrhizal morphology and dark septate fungal associations in medicinal and aromatic plants of Western Ghats, Southern India. *Mycorrhiza* 17: 11-24
- Nash, D. L. y Moreno, N. P. (1981). Boraginaceae. En: Gómez-Pompa (ed). *Flora de Veracruz. Fascículo 18*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México
- Néréé, O. A., Tsamo, J. M., Ebenye, C. M., Bâ, A. M. y Kuyper, T. (2014). Diversity and abundance of ectomycorrhizal associations in rain forest of Cameroon under different disturbance regimes. En: A. M. Bâ, K. L. McGuire, y A. G. Diédhiou (Eds.), *Ectomycorrhizal symbioses in tropical and neotropical forests* CRC Pres, 1-18
- Neves, M. A. (2017). Ectomicorrizas en el sur de Brasil: lo que sabemos hasta ahora – y planes para estudios futuros. En *9° Congreso Latinoamericano de Micología*. Lima, Perú
- Padilla-Velarde, E. Cuevas-Guzmán, R., Ibarra-Manríquez, G. y Moreno Gómez, S. (2006). Riqueza y biogeografía de la flora arbórea del estado de Colima, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77: 271-296
- Pandey, R. y Garg, N. (2017). Arbuscular mycorrhizal symbiosis: Genetic and functional diversity. En: Varma, A., Prasad, R. y Tuteja, N. (Eds.). *Mycorrhiza – Eco-physiology, secondary metabolites, nanomaterials*. 4a ed. Springer, 149 – 181
- Peh, K. S., Lewis, S. L. y Lloyd, J. (2011). Mechanisms of monodominance in diverse tropical tree-dominated systems. *Journal of Ecology* 99: 891-898
- Peay, K. G., Kennedy, P. G., Davies, S. J., Tan, S., y Bruns, T. D. (2010). Potential link between plant and fungal distributions in a dipterocarp rainforest: community and phylogenetic structure

- of tropical ectomycorrhizal fungi across a plant and soil ecotone. *New phytologist* 185, 529-542
- Peay, K. G., Russo, S. E., McGuire, L. K., Lim, Z., Chan, J. P., Tan, S. y Davies, S. J. (2015). Lack of host specificity leads to independent assortment of dipterocarps and ectomycorrhizal fungi across a soil fertility gradient. *Ecology letter* 18: 807-816
- Pendry, C. A. (2004). Monograph of *Ruprechtia* (Polygonaceae). *Systematic Botany Monographs*. 67: 1-113
- Pennington, T. D. y Sarukhán, J. (2005). *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. Universidad Nacional Autónoma de México. Fondo de Cultura Económica
- Pérez-García, E. A., Meave, J. y Gallardo, C. (2001). Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana*. 56: 19-88
- Peterson, R. L., Massicotte, H. B., y Melville, L. H. (2004). *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. Ottawa: NRC Research Press y CABI publishing
- Pölme, S., Bahram, M., Kõljalg, U. y Tedersoo, L. (2017). Biogeography and specificity of ectomycorrhizal fungi of *Coccoloba uvifera*. En: Tedersoo, L. (Ed.), *Biogeography of mycorrhizal symbiosis*. Springer, 345 – 359
- Querejeta, J. I., Egerton-Warburton M. y Allen, M. F. (2003). Direct nocturnal water transfer from oaks to their mycorrhizal symbionts during severe soil drying. *Oecologia* 134: 55-64
- (2007a). Hydraulic lift may buffer rhizosphere hyphae against the negative effects of severe soil drying in a California Oak savanna. *Soil Biology & Biochemistry* 39. 409-417
- Querejeta., J. I., Estrada-Medina, H., Allen, M. F. y Jiménez-Osornio, J. J. (2007b). Water source partitioning among trees growing on shallow karst soils in a seasonally dry tropical climate. *Oecologia* 152: 26-36
- Querejeta, J. I., Egerton-Warburton, L. M., Prieto, I., Vargas, R. y Allen, M. F. (2012). Changes in soil hyphal abundance and viability can alter the patterns of hydraulic redistribution by plant roots. *Plant Soil* 355: 63-73
- Querejeta, J.I., Estrada-Medina, H., Allen, M. F., Jiménez-Osornio, J. J. y Ruenes, R. (2006). Utilization of bedrock water by *Brosimum alicastrum* trees growing on shallow soil atop limestone in a dry tropical climate. *Plant soil* 287: 187-197
- Reyes-García, A. y Sousa, M. (1997). *Depresión Central de Chiapas. La Selva Baja Caducifolia*. Listados florísticos de México XVII. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

- Redecker, D., Schüßler, A., Stockinger, H., Strümer, S. L., Morton, J. B. y Walker, C. (2013). An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza* 23: 515-531
- Renton, K., Salinas-Melgoza, A., Rueda-Hernández, R. y Vázquez-Reyes, L. D. (2018). Differential resilience to extreme climate events of tree phenology and cavity resources in tropical dry forest: Cascading effects on a threatened species. *Forest Ecology and Management* Vol. 426, 164-175
- Rincón, E., Huante, P. y Ramírez, Y. (1993). Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on biomass production by the cactus *Pachyceus pectin-aboriginum*. *Mycorrhiza* 3: 79-81
- Rzedowski, J. (1990). Vegetación potencial, escala 1:4000000. En: *Vegetación Potencial*. Tomo II, Sección IV, 8.2. Atlas Nacional de México (1990-1992). Instituto de Geografía, UNAM. México
- (1991). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21
 - (2006). *Vegetación de México*. 1ª edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México
- Salas-Morales, S. H., Saynes-Vásquez, A. y Schibli, L. (2003). Flora de la costa de Oaxaca, México: Lista florística de la región de Zimatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 72: 21-58
- Salas-Morales, S. H., Schibli, L., Nava-Zafra, A. y Saynes-Vasquez, A. (2007). Flora de la costa de Oaxaca, México (2): Lista florística comentada del Parque Nacional Huatulco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81: 101-130
- Sánchez-Lieja, L. O. (2006). *Fenología invertida en Jacquinia nervosa: Un mecanismo de escape de la herbivoría en una selva estacional*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México
- Servicio Meteorológico Nacional (2016). Datos proporcionados por el encargado de los datos históricos de estaciones meteorológicas automáticas Téc. Emmanuel Alvarez Ramírez
- Sharma, M. L. (1976). Contribution of dew in the hydrological balance of a semi-arid grassland. *Agricultural Meteorology* 17: 321-331
- Simard, S. W., Durall, D., y Jones, M. (2002). Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants. En: M. G. van der Heijden, y I. R. Sanders (Eds.), *Mycorrhizal ecology*. Springer, 33-74

- Simard, S. W., Beiler, K. J., Binham, M. A., Deslippe, J. R., Philip, L. J., y Teste, F. P. (2012). Mycorrhizal networks: mechanisms, ecology and modelling. *Fungal biology reviews* 26: 39-60
- Smith, M. E., Henkel, T. W., Uehling, J. K., Fremier, A. K., Clarke, H. D. y Vilgalys, R. (2013). The ectomycorrhizal fungal community in a neotropical forest dominated by the endemic dipterocarp *Pakaraimaea dipterocarpaceae*. *PLoS one* 8: E5516
- Smith, S. E., y Read, D. (2008). *Mycorrhizal symbiosis* (3a ed.). London. Elsevier
- Smith, F. A, y Smith, S. E. (1997). Structural diversity in (vesicular)-arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytologist* 137: 373-388
- Solano, E. y Ayala, M. M. (2008). *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 63. Polygonaceae*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México
- Soto, M. E. y Medina, M. E. (2002). *Bioclimatología de Flora de Veracruz*. Fascículo 31. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz, México
- Sosa, V. y Gómez-Pompa, A. (1994). *Recuento de la diversidad florística de Veracruz*. División de Vegetación y Flora. Instituto de Ecología AC Base de datos SNIB-CONABIO proyecto P011
- Sousa, S. M. y Cabrera, C. E. 1983. *Flora de Quintana Roo*. Listados Florísticos de México II. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Souza, M. F. L. de, (2003). *Brazilian Atlantic rainforest remnants and mycorrhizal symbiosis – Implications for reforestation. A case study in Sergipe, Northeast Brazil*. Tesis doctoral, Faculty of Biology and Chemistry, Bremen University, Germany
- Souza, T. (2015). AMF's main structures. *Handbook of Arbuscular Mycorrhizal Fungi*. Ch. 3, 43-63. Springer International Publishing
- Stähl, B. y Källersjö, M. (2004). Reinstatement of *Bonellia* (Theophrastaceae). *NOVON* 14(1): 115-118
- Standley, P. C. y Calderón, S. (1944). *Lista Preliminar de las Plantas de El Salvador*. Topografía La Unión
- Tapia-Palacios, M. A., García-Suárez, O., Sotomayor-Bonilla, J., Silva-Magaña, M. A., Pérez-Ortíz, G., Espinosa-García, A. C., Ortega-Huerta, M. A., Díaz-Ávalos, C., Suzán, G y Mazari-Hiriart, M. (2018). Abiotic and biotic changes at the basin scale in a tropical dry forest landscape after Hurricanes Jova and Patricia in Jalisco, México. *Forest Ecology and Management* Vol. 426, 18-26

- Tedersoo, L., Sadam, A., Zambrano, M., Valencia, R., y Bahram, M. (2010). Low diversity and high host preference of ectomycorrhizal fungi in Western Amazonia, a neotropical biodiversity hotspot. *The ISME Journal* 4: 465-471
- Tedersoo, L., Sánchez-Ramírez, S., Kõljalg, U., Bahram, M., Döring, M., Schigel, D., May, T., Ryberg, M. y Abarenkov, K. (2018). High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. *Fungal diversity* 90: 135-159
- Tedersoo, L., y Smith, M. E. (2013). Lineages of ectomycorrhizal fungi revisited: foraging strategies and novel lineages revealed by sequences from belowground. *Fungal biology reviews* 27: 83-99
- Trejo, I. y Dirzo, R. (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological conservation* 94: 133-142
- Torti, S. D., Coley, P. D. y Kursar, T. A. (2001). Causes and consequences of monodominance in tropical lowland forests. *The American Naturalist* 157: 141-153
- Torres-Colín, R., Torres-Colín, L. Dávila-Aranda, P. y Villaseñor, J. L. (1997). *Flora del distrito de Tehuantepec, Oaxaca*. Listados florísticos de México XVI. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Varela, L. y Trejo, D. 2001. Los Hongos Micorrizógenos Arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.). 1: 39-51
- Verbeken, A., y Buyck, B. (2002). Diversity and ecology of tropical ectomycorrhizal fungi in Africa. En: R. Watling, J. C. Frankland, A. M. Ainsworth, S. Isaac, y C. H. Robinson (Eds.), *Tropical mycology. Vol. 1. Macromycetes* CABI publishing, 11-24
- Villaseñor, J. L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559-902
- Wang, B., y Qiu, Y. L. (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza* 16: 299-363
- Wu, B., Watanabe, I., Hayatsu, M. y Nioh, I. (1999). Effect of ectomycorrhizae on the growth and uptake and transport of ¹⁵N-labeled compounds by *Pinus tabulaeformis* seedlings under water-stressed conditions. *Biology and Fertility Soils* 28: 136-138
- Wubet, T., Kottke, I., Teketay, D. y Oberwinkler, F. (2003). Mycorrhizal status of indigenous trees in dry Afromontane forest of Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 179: 387-399
- Zangaro, W., Nisizaki, S. M. A., Domingos, J. C. B. y Nakano, E. M. (2003). Mycorrhizal Response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 19: 315-324

ANEXOS

Anexo 1. Distribución de las especies de plantas analizadas en este trabajo. Con superíndices se especifican los trabajos en los que se registra la presencia de la especie vegetal en el estado correspondiente de la República Mexicana

Estado	<i>Achatocarpus</i>			<i>Coccoloba</i>		<i>Cordia</i>	<i>Ruprechtia</i>	
	<i>A. gracilis</i>	<i>A. nigricans</i>	<i>A. oaxacanus</i>	<i>C. barbadensis</i>	<i>C. liebmannii</i>	<i>C. elaeagnoides</i>	<i>R. fusca</i>	<i>R. pallida</i>
Campeche		X ^{9, 18}		X ^{9, 18}				
Chiapas		X ^{5, 18}	X ^{1, 18}	X ^{1, 14, 18}	X ^{1, 18}	X ¹⁸		
Colima	X ¹⁸			X ¹⁸	X ¹⁸	X ¹⁸	X ^{12, 18}	X ¹⁸
Estado de México				X ¹⁸		X ¹⁸	X ^{12, 18}	
Guerrero	X ¹⁸	X ¹⁸	X ¹⁸	X ¹⁸	X ¹⁸	X ^{7, 11, 18}	X ^{12, 18}	X ^{12, 18}
Hidalgo				X ¹⁸				
Jalisco	X ^{8, 18}	X ¹⁸		X ^{8, 18}	X ^{8, 18}	X ^{8, 18}	X ^{8, 12, 18}	X ^{12, 18}
Michoacán	X ^{4, 18}	X ¹⁸	X ¹⁸	X ^{4, 18}	X ¹⁸	X ^{4, 18}	X ^{4, 12, 18}	X ^{12, 18}
Morelos				X ¹⁸		X ¹⁸	X ¹⁸	
Nayarit	X ¹⁸			X ¹⁸				
Oaxaca	X ¹⁸	X ^{5, 13, 17, 18}	X ^{5, 17, 18}	X ^{13, 17, 18}	X ^{13, 17, 18}	X ^{5, 17, 18}	X ^{12, 17, 18}	X ¹⁸
Puebla				X ¹⁸			X ¹⁸	
Querétaro		X ¹⁸		X ^{2, 18}				

Estado	<i>Achatocarpus</i>			<i>Coccoloba</i>		<i>Cordia</i>	<i>Ruprechtia</i>	
	<i>A. gracilis</i>	<i>A. nigricans</i>	<i>A. oaxacanus</i>	<i>C. barbadensis</i>	<i>C. liebmannii</i>	<i>C. elaeagnoides</i>	<i>R. fusca</i>	<i>R. pallida</i>
Quintana Roo		X ¹⁸		X ^{16, 18}		X ¹⁸		
San Luis Potosí		X ¹⁸		X ¹⁸				
Sinaloa	X ¹⁸			X ¹⁸		X ¹⁸	X ^{12, 18}	
Sonora	X ¹⁸							
Tabasco		X ^{3, 18}		X ^{3, 7, 6}			X ¹⁸	
Tamaulipas		X ¹⁸		X ¹⁸				
Veracruz		X ^{10, 18}		X ^{6, 18}	X ¹⁸		X ¹⁸	X ¹⁵
Yucatán		X ¹⁸		X ¹⁸				

1) Breedlove, 1986; 2) Castillejos y Solano, 2008; 3) Cowan, 1983; 4) Cué-Bär *et al.*, 2006; 5) Gordon *et al.*, 2004; 6) Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1987; 7) Jiménez-Ramírez *et al.*, 2003; 8) Lott, 1985; 9) Martínez *et al.*, 2001; 10) Martínez-García, 1985; 11) Martínez-Gordillo *et al.*, 2004; 12) Pendry, 2004; 13) Pérez-García *et al.*, 2001; 14) Reyes-García y Sousa, 1997; 15) Sosa y Gómez-Pompa; 16) Sousa y Cabrera, 1983; 17) Torres-Colín, *et al.*, 1997; 18) Villaseñor, 2016.

Anexo 2. Nombre y coordenadas de las localidades a lo largo de la costa oaxaqueña en las que se establecieron los 12 sitios de muestreo

Sitio	Localidad	Coordenadas
1	Cerca de playa La boquilla, San Pedro Pochutla	15°41'30.0"N, 96°28'31.3"W
2	El Zapotal, Carretera Federal 175, Santa María Tonameca	15°41'2.20"N, 96°34'16.90"W
3	Ranchería de Don Laurencio, Llano Grande Tonameca, Santa María Tonameca	15°43'7.30"N, 96°32'20.50"W
4	Carretera a Santa Martha km 197+000, Santa María Colotepec	15°52'44.50"N, 96°57'27.00"W
5	Camino hacia Coyula, Bajos de Coyula, Santa María Huatulco	15°43'52.10"N, 96°19'11.20"W
6	Cerca de la playa en Bajos del Arenal, Santa María Huatulco	15°41'11.80"N, 96°14'40.60"W
7	Playa San Andrés (o San Agustín), Bajos del Arenal, Santa María Huatulco	15°41'36.40"N, 96°14'8.10"W
8	Noroeste del puente Xuchitl cercano al Parque Nacional Huatulco, Santa María Huatulco	15°46'58.20"N, 96°12'33.00"W
9	Sureste del puente Xuchitl, dentro del borde del Parque Nacional Huatulco, Santa María Huatulco	15°46'47.90"N, 96°12'29.20"W
10	Laguna con manglar, Barra de Copalita, San Miguel del Puerto	15°48'12.90"N, 96° 1'18.40"W
11	30 m Noreste del puente Chacalapa, San Pedro Huamelula	15°51'35.20"N, 95°57'50.10"W
12	Playa Chipehua, Santo Domingo Tehuantepec	16° 2'7.10"N, 95°22'38.30"W

Anexo 3. Lista de las especies vegetales de las que se ingresaron ejemplares herborizados al herbario nacional (MEXU); de algunos ejemplares no se pudo asegurar de qué especie se trataba (nombres entre signos de interrogación). Se especifica el nombre de la localidad del sitio de colecta y el número de folio con el que se inventarió en el MEXU.

Especie	Sitio de colecta	No. de folio
<i>Achatocharpus</i> aff. <i>gracilis</i>	llano grande, municipio Santa María Tonameca	1428407
<i>Ruprechtia fusca</i>	llano grande, municipio Santa María Tonameca	1428419
<i>Coccoloba</i> <i>barbadensis</i>	Carretera en construcción en el Km 197 + 000, hacia el poblado de Santa María Colotepec, Oaxaca	1428417
<i>Coccoloba</i> <i>liebmannii</i>	El Zapotal, Oax., a 5 min. de Mazunte	1428418
<i>Ruprechtia</i> aff. <i>pallida</i>	Bajos del Arenal del municipio Santa Mara Huatulco, Oaxaca	1428416
<i>Achatocharpus</i> sp.	Camino hacia Bajos de Coyula del municipio Santa María Huatulco, Oax.	1428415
<i>Coccoloba</i> <i>liebmannii</i>	Bajos del Arenal del municipio Santa Mara Huatulco, Oaxaca. Cerca de la playa	1428413
<i>Achatocharpus</i> <i>gracilis</i>	límites del Parque Nacional Huatulco, municipio Santa María Huatulco, Oax., al Este y próximo del puente Xuchitl	1428412
<i>Coccoloba</i> <i>liebmannii</i>	Parque Nacional Huatulco, municipio Santa María Huatulco, Oax.	1428411
<i>Ruprechtia fusca</i>	límites del Parque Nacional Huatulco, municipio Santa María Huatulco, Oax., al Este y próximo del puente Xuchitl	1428410
<i>Lonchocarpus</i> aff. <i>lanceolatus</i>	Playa San Andrés de Bajos del Arenal, municipio Santa María Huatulco, Oax.	1428409
<i>Achatocharpus</i> aff. <i>gracilis</i>	Playa Chipehua, municipio de Santo Domingo Tehuantepec, Oax.	1428401
<i>Achatocharpus</i> aff. <i>gracilis</i>	Puente Chacalapa, municipio Santiago Astata, Oax., bajando por una vereda a 5 m sobre la carretera Acapulco-Salina cruz, al Este del puente	1428403

Especie	Sitio de colecta	No. de folio
<i>Achatocharpus</i> sp.	Playa Chipehua, municipio de Santo Domingo Tehuantepec, Oax.	1428399
¿ <i>Achatocharpus</i> sp.?	Playa Chipehua, municipio de Santo Domingo Tehuantepec, Oax.	1428398
<i>Achatocharpus</i> sp.	llano grande, municipio Santa María Tonameca	1428397
<i>Achatocharpus</i> sp.	Bajos del Arenal del municipio Santa Mara Huatulco, Oaxaca. Cerca de la playa	1428396
<i>Achatocharpus</i> sp.	Bajos del Arenal del municipio Santa Mara Huatulco, Oaxaca. Cerca de la playa	1428395
<i>Coccoloba liebmannii</i>	Camino hacia Bajos de Coyula del municipio Santa María Huatulco, Oax.	1428394
<i>Achatocharpus</i> sp.	Cerca de un río o laguna en Barra de Copalita, municipio san miguel del puerto, Oax.	1428393
<i>Achatocharpus</i> sp.	Playa San Andrés de Bajos del Arenal, municipio Santa María Huatulco, Oax.	1428392
¿ <i>Achatocharpus</i> sp.?	Parque Nacional Huatulco, municipio Santa María Huatulco, Oax.	1428420
<i>Achatocharpus</i> aff. <i>gracilis</i>	Próximo al hotel La Luna, cerca del Oeste del puente Xuchitl, en el municipio de Santa María Huatulco, Oax.	1428408
<i>Achatocharpus</i> aff. <i>gracilis</i>	llano grande, municipio Santa María Tonameca	1428404
<i>Achatocharpus gracilis</i>	Playa San Andrés de Bajos del Arenal, municipio Santa María Huatulco, Oax.	1428392
<i>Ruprechtia fusca</i>	Próximo al hotel La Luna, cerca del Oeste del puente Xuchitl, en el municipio de Santa María Huatulco, Oax.	1428406
<i>Ruprechtia fusca</i>	Próximo al hotel La Luna, cerca del Oeste del puente Xuchitl, en el municipio de Santa María Huatulco, Oax.	1428405

Anexo 4. Descripción detallada de las modificaciones realizadas a cada tratamiento de aclaración de raíces para la observación de micorriza arbuscular en cada hospedero

Las raíces tuvieron diferentes tiempos de aclaración. Todas se pusieron en KOH al 10% y se metieron en un horno de secado ECOCELL a 60° C. el tiempo en el horno varió por hospedero, dependiendo del grosor y su coloración. Después se tiñeron con azul de tripano al 0.05%, se montaron en un cubreobjetos con alcohol polivinílico, se aplastaron y se dejaron secar. Al final se revisaron al microscopio.

- **Cordia:** a las 48 hrs se les sacó del horno de secado. Las raíces terciarias se montaron a las 24 hrs después de sacarlas del horno (72 hrs de tratamiento); algunas se trataron con peróxido de hidrógeno por 15 minutos, se enjuagaron y se tiñeron. A las 48 hrs sin calor (96 hrs de tratamiento) se montaron las restantes; las que aún presentaban color café se les trató con 10 minutos de peróxido antes de montar.
- **Ruprechtia:** las raíces terciarias, a las 48 hrs, se les retiró del calor; las más gruesas, dependiendo del grado de coloración, se les dejó en calor 24 hrs más o se dejaron 19 hrs en peróxido. A las 72 hrs de tratamiento, las raíces terciarias se montaron, las raíces gruesas se dejaron otro día en KOH o se montaron; las que se dejaron en KOH se tiñeron 48 hrs después y las más gruesas se dejaron en 15 minutos más en peróxido y 48 hrs en KOH.
- **Achatocarpus:** a las 24 hrs. se les retiró del calor a algunas, mientras que a las restantes se les retiró a las 48 hrs. A las 96 hrs se montaron. En ninguna se usó peróxido.

Anexo 5. Microfotografías de endófitos septados oscuros hallados en las raíces aclaradas

Raíces de *Achatocarpus*, *Cordia* y *Ruprechtia* en las que se observa la presencia de hongos endófitos septados oscuros.

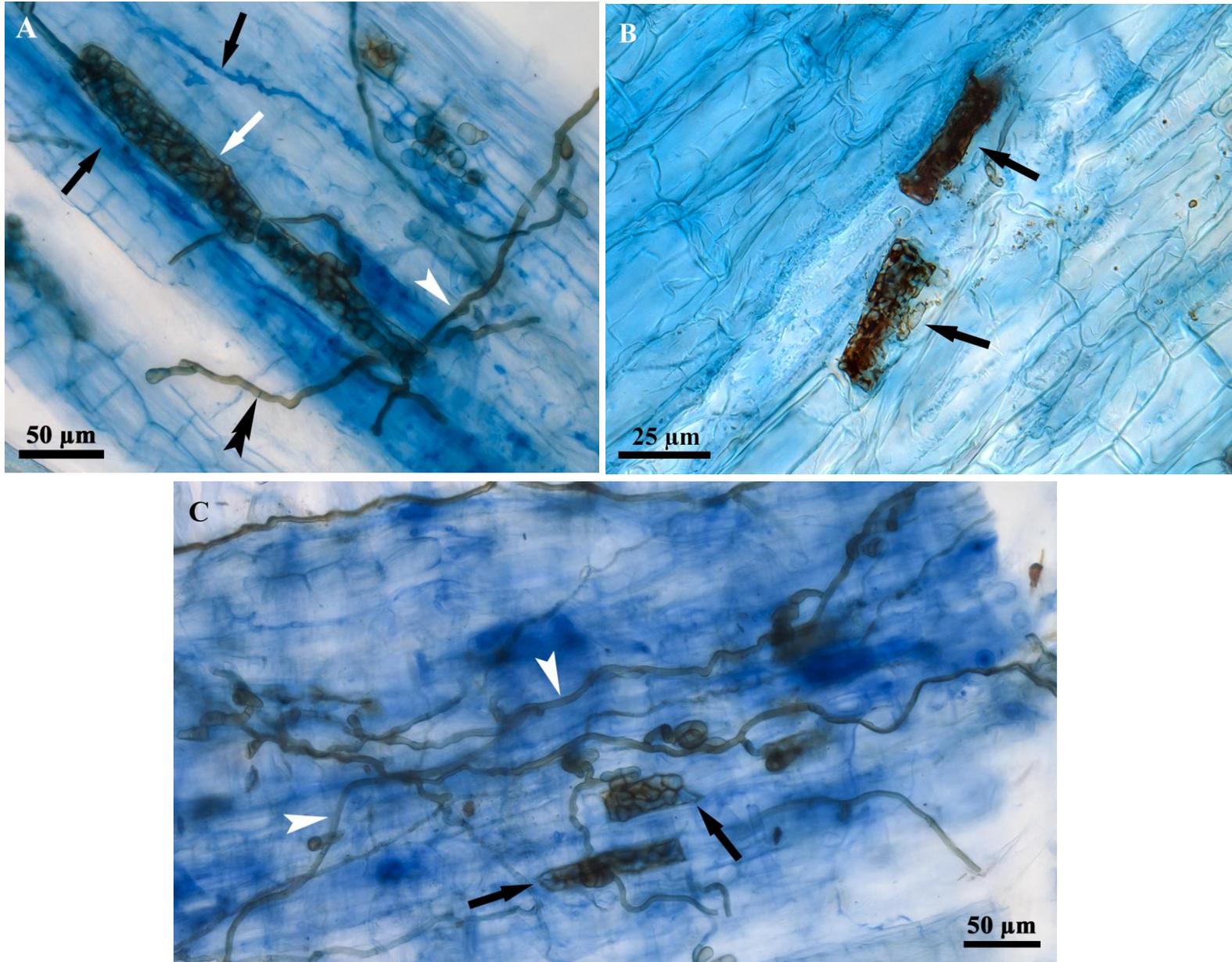


Figura A1 A) Raíz de *A. aff. gracilis*. Presencia de hifas melanizadas (punta de flecha blanca), las cuales presentan septos (doble punta de flecha), así como hifas arbusculares (flechas negras); también se aprecian los microsclerocios (flecha blanca). **B)** Raíz de *Achatocarpus* spp. con microsclerocios (flechas negras). **C)** Raíz de *Achatocarpus. aff. gracilis* en la que se puede observar la extensión de la cantidad de colonización por parte del hongo. Se señalan las hifas (puntas de flecha) y los microsclerocios (flecha).

Raíces de *Cordia elaeagnoides* con estructuras de hongos septados oscuros.

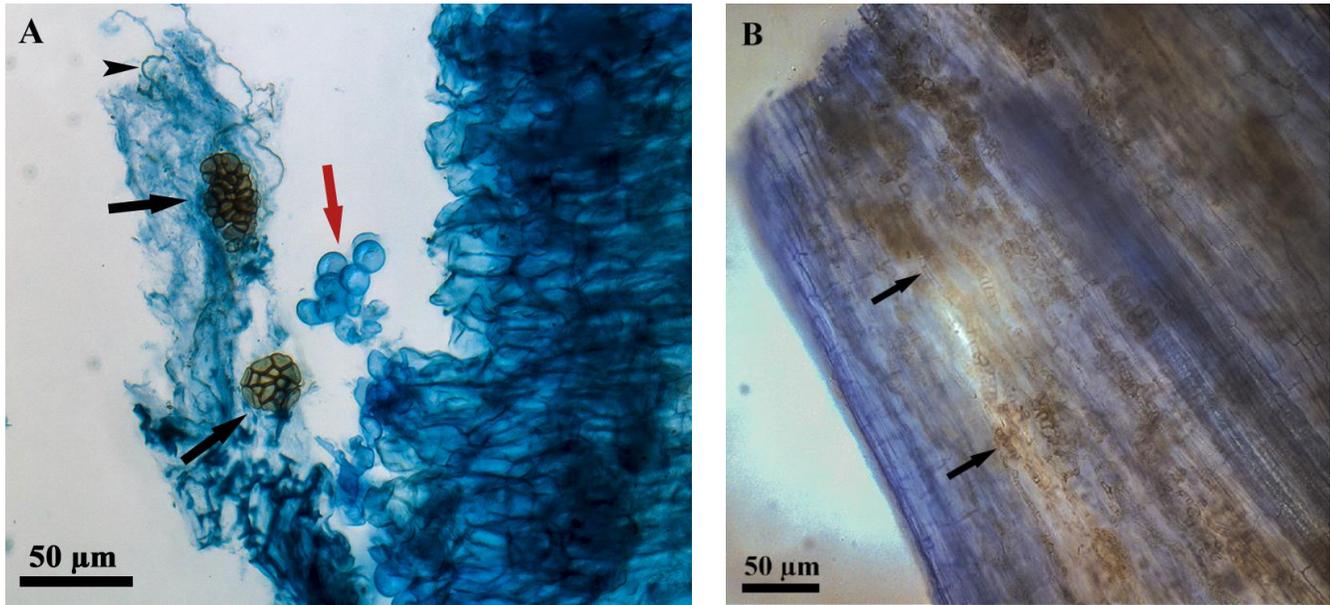


Figura A2. A) Raíz con presencia de microesclerocios (flechas negras), hifas (punta de flecha) y vesículas (flecha roja). **B)** Microfotografía en la que se puede apreciar el alto grado de colonización de hongos septados oscuros en raíces de *Cordia elaeagnoides*; se señalan algunos microesclerocios (flechas).

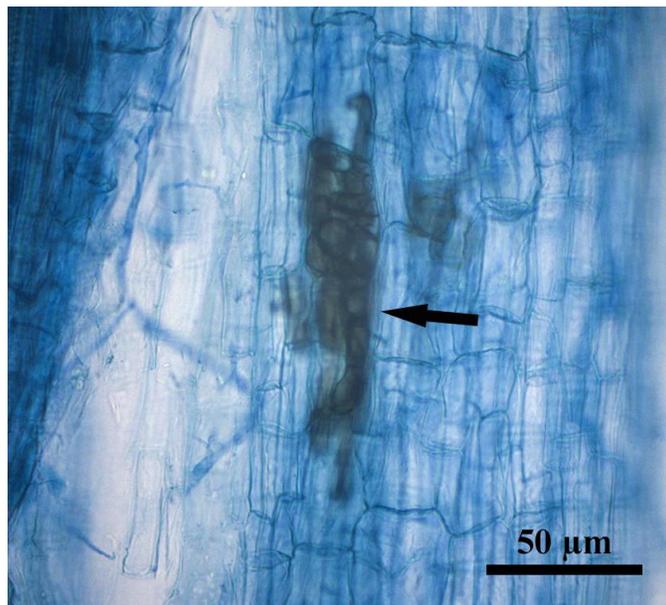


Figura A3. Microesclerocio (flecha) en las raíces de *R. fusca*.

