



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ASOCIACIÓN MICORRÍCICA ARBUSCULAR EN
ESPECIES ARBUSTIVAS DEL BOSQUE DE
ABIES RELIGIOSA, EN LA CUENCA DEL RÍO
MAGDALENA, CIUDAD DE MÉXICO, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

BRENDA GUERRERO BAUTISTA



DIRECTORA DE TESIS:
SILVIA CASTILLO ARGÜERO

CIUDAD UNIVERSITARIA, CIUDAD DE MÉXICO

2022



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos

A todas las personas que me han apoyado y acompañado durante todo este largo proceso que fue la universidad y en especial en este proceso de tesis.

A mis padres, que me han apoyado y alentado a seguir dando todo durante mi trayectoria académica, quienes a pesar de los problemas económicos nos sacaron adelante a mi hermano y a mí. A mi padre quien todas las mañanas me acompañaba a tomar el transporte para llegar con bien a la facultad. A mi madre, quien todas las mañanas se levantaba temprano para prepararme algo de comer y no me fuera con las manos vacías.

A mi hermano, quien me acompañó durante todos estos años de estudio, haciendo bromas sobre lo difícil que era la universidad, pero al final todos esos comentarios me alentaron a seguir adelante con una sonrisa de satisfacción.

A mis tíos, Mari, Vero, Nico, Javier y Arlen, quienes considero como mis hermanos mayores y me ayudaron tanto económicamente como emocionalmente a estudiar de inicio a fin una carrera universitaria.

A mis abuelos maternos, a “mamá Pati” quien siempre me alimentó cuando llegaba cansada de la escuela y se levantaba a decirme que no me fuera sin desayunar.

A mi asesora la Dra. Silvia Castillo Argüero, quien desde el primer momento que me aceptó como su estudiante me apoyó y alentó a escribir este trabajo, quien a pesar de los problemas que surgieron en estos años, no me dejó sola y me apoyó tanto económica como emocionalmente a no rendirme.

A la M. en C. Yasmin Vázquez Santos, quien durante todo este trayecto de tesis me apoyo, ayudo, alentó y motivó a seguir hasta el final. Sin su ayuda no me hubiese sido posible terminar esta tesis. Gracias por ser tan paciente conmigo y explicarme una y otra vez las cosas, responder mis dudas sin importar la hora del día, gracias por enseñarme todo lo hermoso que es el mundo de los hongos micorrizógenos arbusculares.

A mis sinodales, Dra. María Guadalupe Guadarrama Chávez, Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán, Dra. Silvia Margarita Carrillo Saucedo y Dra. Rosalva García Sánchez, por la retroalimentación a mi trabajo de tesis.

A los profesores del laboratorio de Dinámica de Comunidades, Dra. Yuriana Martínez Orea, Dra. Leticia Bonilla Valencia, Biol. Gustavo Tovar Bustamante por todas las clases impartidas, así como el apoyo en las revisiones de mi trabajo de tesis.

A mis amigos de taller, Ariadna, Alejandra y Samuel, con quienes compartí un poco más de dos años el proceso de escribir la tesis, me ayudaron en mis muestreos de campo, y además hicieron que todas esas salidas fueran divertidas e inolvidables. A Ari, con quien compartí el amor/odio de estudiar a estos hongos, ambas sabemos lo difícil y tardado de nuestro avance, y lo satisfactorio que es ver una espora. A Ale, quien conozco desde inicios de la universidad, y compartimos tantas materias y salidas de campo. Y por supuesto a Sammy, con quien me reía de todos nuestros infortunios y de lo difícil que es la tesis.

A mis amigos de toda la carrera, Naomi, Katya, Daniela, Regina y Leonardo, quienes fueron mis amigos incondicionales, siempre me hacían reír con todas las tonterías que decían e hicieron que la universidad no se sintiera tan pesada. Y a pesar de no compartir tantas salidas de campo, las pocas que tuvimos las recuerdo con mucho cariño. En especial a mi Naomi, quien fue mi mejor amiga desde el primer día y hasta el último de la universidad.

Por último y no menos importante, gracias a la persona que me ha acompañado durante más de 8 años, Antonio Galván Morales, quien ha sido un gran apoyo durante todo este tiempo, gracias por estar a mi lado, por preocuparte y confiar en mí, por alentarme a seguir adelante y convertirme en bióloga, aun cuando yo no lo hacía, simplemente gracias por ayudarme siempre en todo.

Al proyecto PAPIIT IN211118, "Efecto de los disturbios antrópicos en la diversidad funcional en un bosque templado dentro de la Ciudad de México", por la beca otorgada, la cual me permitió realizar este trabajo de investigación.

ÍNDICE

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES	3
1.1 Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA).....	3
1.2 El papel de los HMA en las comunidades vegetales.....	3
1.3 Los hongos micorrizógenos arbusculares en los bosques templados	6
1.4 HMA en la vegetación secundaria.....	9
1.5 Factores que determinan la colonización por HMA	10
1.5.1 Factores bióticos.....	11
1.5.2 Factores abióticos.....	12
2. JUSTIFICACIÓN	15
3. OBJETIVOS:	17
3.1 General:	17
3.2 Particulares:	17
4. HIPÓTESIS	17
5. MÉTODO	18
5.1 Área de estudio	18
5.2 El bosque de <i>Abies religiosa</i>	18
5.3 Especies de estudio	19
5.4 Estructuras fúngicas de los HMA	22
5.5 Trabajo de campo.	23
5.5.1 Ubicación de sitios y colecta de raíces	23
5.5.2 Variables dasométricas.....	26
5.5.3 Variables abióticas.....	26
5.6 Colonización micorrízica en raíces.....	28
5.6.1 Procesamiento de raíces (Koske y Gemma,1989).....	28
5.6.2 Cuantificación de la colonización (McGonigle <i>et al.</i> , 1990).....	29
5.7. Análisis estadístico.....	29
6. RESULTADOS	31

6.1 Colonización de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en especies arbustivas.....	31
6.2 Correlación de la micorriza arbuscular con variables dasométricas.....	35
6.3 Relación de la colonización por HMA y las variables abióticas.....	38
7. DISCUSIÓN	43
8. CONCLUSIONES.....	50
9. REFERENCIAS:	53
ANEXO.....	67

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Características morfológicas y ubicación de las seis especies arbustivas estudiadas en el bosque de <i>Abies religiosa</i> de la CRM.	20
Cuadro 2. Promedios \pm D.E. de las coberturas y alturas de cada especie arbustiva, en ambas temporadas y sitios.....	25
Cuadro 3. Eigenvalores y porcentajes de variación para los primeros tres ejes para la cobertura, altura y colonización total. En negritas las variables con un valor de correlación >0.70	36
Cuadro 4. Resumen estadístico del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). Valores de correlación para cada variable abiótica.	38
Cuadro 5. Resultados de la prueba <i>t-Student</i> para observar diferencias significativas en la temporalidad. Los valores en negritas muestran diferencias significativas $p<0.05$	42
Cuadro 6. Promedios de las variables abióticas presentes en ambas temporadas. Valores en negritas representan la temporada con mayor concentración de dicha variable.....	42

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Imágenes de las flores de las especies de estudio. A) <i>Ageratina glabrata</i> B) <i>Roldana barba-johannis</i> ; C) <i>Roldana angulifolia</i> ; D) <i>Cestrum thyrsoideum</i> ; E) <i>Solanum cervantesii</i> ; F) <i>Symphoricarpos microphyllus</i>	19
Figura 3. Ubicación geográfica de los sitios de estudio en el bosque de <i>Abies religiosa</i> de la cuenca del río Magdalena.	24
Figura 4. Muestra la obtención de variables dasométricas (altura, diámetro 1 y diámetro 2) para cada individuo de estudio.	25
Figura 5. Disposición espacial de las raíces de cada especie de estudio.	28
Figura 6. Dirección de los campos observados para la determinación del porcentaje de colonización por HMA de las raíces de las diversas especies de estudio.	29
Figura 7. Estructuras fúngicas intrarradicales de HMA observadas en las raíces de las especies de estudio. (ar)=arbusculo;(c)=coils (ovillos);(h)=hifa intracelular;(s)=esporas. Tomadas con un microscopio óptico en un aumento de 40X.	31
Figura 8. Gráficos de caja y bigote mostrando la temporada lluviosa como la que presentó mayores porcentajes de colonización total, para las 6 especies de estudio en los dos sitios.	32
Figura 9. Gráficos de caja y bigote del porcentaje de colonización por hifas, reflejando a la temporada lluviosa como la que presentó mayor porcentaje de colonización por dicha estructura fúngica.	33
Figura 10. Promedio del porcentaje de colonización de esporas $\pm 1E.E.$, donde se muestran diferencias en la temporalidad, siendo la temporada lluviosa la que presentó un mayor porcentaje por dicha estructura fúngica.	34
Figura 11. Promedio del porcentaje de colonización de arbusculos $\pm 1E.E.$, en cada especie. Letras distintas indican diferencias significativas $P < 0.05$	35
Figura 12. Análisis de componentes principales (PCA)	37
Figura 13. Análisis de correspondencia canónica (CCA).	39

RESUMEN

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) colonizan las células corticales de la raíz de la planta huésped. En general, esta asociación resulta beneficiosa para ambos interactuantes mediante un costo-beneficio positivo, proporcionando a las plantas múltiples beneficios a nivel individual. Los bosques templados han recibido poca atención en relación con dicha simbiosis, sin embargo, pudieran funcionar como una herramienta en su recuperación que han sido alterados por diversas acciones antrópicas ocasionando una pérdida de cobertura vegetal, de aproximadamente el 38.86%. En la Ciudad de México (CDMX) aún existen remanentes de bosque templado como es el caso del bosque de *Abies religiosa*, de la cuenca del río Magdalena, que cuenta con diversas especies vegetales en el sotobosque, donde la vegetación secundaria permite funciones y procesos ecológicos. El desconocimiento de la relación entre los HMA y la vegetación secundaria puede subestimar el efecto que genera dichos hongos en estas especies vegetales. El objetivo de este trabajo fue analizar temporal y espacialmente, la asociación micorrízica arbuscular de especies de arbustos del bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del río Magdalena. Se escogieron seis especies del estrato arbustivo pertenecientes a la vegetación secundaria con altos valores de importancia: *Ageratina glabrata* (H.B.K.) King & Rob, *Roldana barba-johannis* (DC.), *Roldana angulifolia* (DC.), *Cestrum thyrsoides* (Kunth), *Solanum cervantesii* (Lag) y *Symphoricarpos microphyllus* (Rzedowski). Se seleccionaron al azar 10 individuos en dos sitios a diferente altitud; recolectando raíces finas de cada individuo abarcando dos temporadas del año, lluvias (agosto 2019) y secas (febrero 2020), teniendo un total de 240 muestras. Además, se tomaron mediciones de altura y cobertura de cada individuo, así como factores abióticos en cada sitio y temporada.

Se observó que los porcentajes de colonización por hifas y esporas fueron mayores durante la temporada lluviosa. En cambio, para el caso de los arbusculos estas fueron observadas con mayor frecuencia en la temporada seca y en la especie *Roldana barba-johannis*.

En relación con los valores de cobertura y altura, los datos de colonización total en individuos de *Roldana barba-johannis*, *Ageratina glabrata* y *Symphoricarpos*

microphyllus fueron los que presentaron una mayor cobertura, altura y colonización por HMA en lluvias, mientras que el porcentaje de colonización total en la temporada de secas fue mayor en *Roldana angulifolia*, *Cestrum thyrsoides* y *Solanum cervantesii*, respectivamente, sin embargo, estas especies presentaron una menor cobertura y altura en dicha temporada.

Por último, en este trabajo se observó que el porcentaje de colonización por esporas e hifas de las especies *Cestrum thyrsoides*, *Ageratina glabrata* y *Symphoricarpos microphyllus* fue influenciada por factores como la humedad relativa del suelo, temperatura, fósforo, nitratos, materia orgánica, conductividad eléctrica y nitrógeno total. Mientras que para *Roldana barba-johannis* y *Roldana angulifolia*, el porcentaje de colonización total las variables que se relacionaban más fueron el potasio y pH. Finalmente, *Solanum cervantesii* fue influenciado por las variables relacionadas a la apertura de claros. De esta manera, cada especie arbustiva fue influenciada positivamente por diversos factores abióticos, por lo cual, no se puede generalizar sobre las variables que influyen en la colonización por HMA en las especies arbustivas de la vegetación secundaria del sotobosque.

1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

1.1 Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA)

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) son microorganismos edáficos que pertenecen al Phylum Glomeromycota (Smith y Read, 2008). Son simbioses obligados de las plantas, debido a que necesitan colonizar las células corticales de la raíz de una planta hospedera para completar su ciclo de vida (Schüßler *et al.*, 2001). Estos hongos constituyen un vínculo entre los componentes abióticos y bióticos de los ecosistemas (O'Neill *et al.*, 1991), siendo una interfase entre las plantas y el suelo. Además, representan entre el 5% y 50 % de la biomasa microbiana del suelo y participan en los ciclos biogeoquímicos (Dickie *et al.*, 2013). Estos hongos se caracterizan por presentar estructuras fúngicas dentro de la raíz, formando ramificaciones denominadas arbusculos (Bever *et al.*, 2001), los cuales, son un área de intercambio de nutrientes entre el hongo y la planta (Smith y Read, 2008). Así mismo, existen otras estructuras que crecen intra-radicalmente, denominadas vesículas que son la principal reserva de lípidos del hongo. Por último, las hifas y esporas pueden formarse de manera intrarradical y extrarradical (Smith y Read, 2008).

Aproximadamente el 80% de las plantas vasculares de los ecosistemas terrestres presentan una asociación con los HMA, denominada micorriza arbuscular (MA) (Smith y Smith, 2011; Brundrett y Tedersoo, 2018). Esta asociación resulta beneficiosa para ambos interactuantes, mediante un costo-beneficio positivo, ya que existe una transferencia bidireccional de nutrientes (Jones y Smith, 2004), donde los hidratos de carbono producidos por las plantas son translocados, por lo general, desde las hojas a los tejidos de la raíz y luego al hongo, mientras, la planta a través de una gran superficie de micelio generada por los HMA, absorbe nutrientes y agua del suelo, mejorando la capacidad de absorción de nutrientes minerales por parte de las raíces (Das y Varma, 2009).

1.2 El papel de los HMA en las comunidades vegetales

Los HMA proveen a las plantas de múltiples beneficios a nivel individual, por ejemplo, mejoran su establecimiento, crecimiento, supervivencia, reproducción y le

brinda tolerancia ante ataque de patógenos (Bonfante *et al.*, 1994; Pimienta-Barrios *et al.*, 2009). Los HMA, a través de sus hifas extrarradicales ayudan a explorar un mayor volumen de suelo generando redes que pueden interconectar a individuos de la misma especie o de diferentes especies de plantas, permitiendo la redistribución de macronutrientes, como el carbono (C), nitrógeno (N) y fósforo (P), dentro de las comunidades vegetales (Giovannetti, 2008; Van der Heijden y Horton, 2009;), además, de proporcionarles micronutrientes como calcio (Ca), sodio (Na), zinc (Zn) y magnesio (Mg) (Willis *et al.*, 2013), contribuyendo al reciclaje de nutrientes del suelo. Este incremento en el suministro de nutrientes al hospedero ayuda a que, durante la fase de plántula puedan establecerse y crecer, mientras que, en la fase adulta, participa en la producción de flores, frutos y en un aumento de la superficie fotosintética (Fisher *et al.*, 1994).

La presencia de HMA en las células corticales de las raíces además de ocupar un espacio físico en la misma, también modifica las propiedades de sus exudados, por lo cual, las plantas pueden resistir y recuperarse rápidamente ante un ataque por parásitos (ej. nemátodos) o herbívoros, mejorando la inmunidad de la planta (Fisher *et al.*, 1994, Sharma y Sharma, 2017). También, intervienen en las relaciones planta-planta mediante la transferencia de señales de advertencia o aleloquímicos cuando estas son atacadas y se encuentran dentro de la misma red micorrícica (Bücking *et al.*, 2016). Así como, en relaciones competitivas, facilitando la coexistencia con otras especies de plantas; un ejemplo de esto es, el éxito de las especies invasoras al alterar las interacciones competitivas entre plantas invasoras y nativas (Harner *et al.*, 2010; Sun *et al.*, 2013), haciendo que las especies invasoras desarrollen una mejor interacción mutualista con los HMA que su contraparte nativa (Sun D. *et al.*, 2022). Sin embargo, existen excepciones a la reciprocidad estricta, ya que se ha observado cambios del mutualismo al antagonismo (Johnson, 2010). Ello ocurre cuando las plantas cortan el suministro de fotosintatos al hongo si los nutrientes ya no limitan su crecimiento, lo que sucede generalmente en sitios con alta fertilidad (Högberg *et al.*, 2003; Johnson *et al.*, 2010).

Las especies de plantas difieren en su respuesta a la micorrización, si bien la simbiosis es obligada para los HMA, algunas especies de plantas terrestres han perdido parcial o totalmente su capacidad para asociarse con los HMA (Brundrett, 2002). Se han establecido tres estatus de micorrización: 1) especies de plantas micorrícicas obligadas (OM) que siempre están colonizadas por HMA, 2) especies de plantas micorrícicas facultativas (FM) que suelen ser colonizadas bajo ciertas condiciones edáficas y ambientales y 3) especies de plantas no micorrizadas (NM) que no han sido colonizadas por HMA (Moora, 2014). El estatus micorrícico de una especie vegetal proporciona información sobre la presencia/ausencia de la colonización fúngica entre los individuos de las especies vegetales, lo que finalmente nos da una aproximación para estimar la importancia de dicha simbiosis, a nivel de especie, permitiendo entender que la interacción entre plantas y HMA son potencialmente de gran relevancia en la ecología de las comunidades de los ecosistemas (Menzel *et al.*, 2016). Por ejemplo, las especies de plantas OM y NM están especializadas con respecto a su estrategia micorrícica, mientras que las especies de plantas FM son generalistas y además muestran diferencias en las características de los rasgos de vida en comparación con las especies OM y NM (Hempel *et al.*, 2013)

A pesar de existir estos tres estatus micorrícicos, también se ha establecido diversas hipótesis que explican las relaciones de las comunidades de plantas con los HMA. Siendo la hipótesis del pasajero (passenger) y del conductor (driver) propuesta por Hart *et al.*, (2001), una de las más comunes. La idea del pasajero establece que la dinámica de la comunidad de los HMA es un subproducto de los cambios de la comunidad vegetal, es decir, se asume que los HMA son altamente específicos al huésped y, por lo tanto, se requieren de plantas específicas para estimular la colonización por este tipo de hongos. Mientras que la hipótesis del conductor asume que la presencia de HMA es necesaria para el crecimiento de plantas específicas, por lo tanto, la composición de las especies vegetales dependería de los HMA presentes en el suelo. La presencia de HMA en diversas especies vegetales sugiere que esta asociación mutualista desempeña un papel

ecológico importante en diversos ecosistemas como lo son los bosques templados (Chimal-Sánchez *et al.*, 2015).

1.3 Los hongos micorrizógenos arbusculares en los bosques templados

La importancia de los bosques templados radica por su gran diversidad biológica de especies de pinos y encinos, los cuales representan entre el 50% y 30% del total a escala mundial para cada género, respectivamente (Sánchez *et al.*, 2003; Valencia, 2004); por ser sitios donde se concentra la mayor parte de la población rural (70% en ejidos o comunidades) (Ruppert y Antinori, 2008); por ser parte de la producción maderable nacional, representando el 1% del Producto Interno Bruto (PIB) (Bowler *et al.*, 2012) y por proveer diversos servicios ecosistémicos esenciales para el mantenimiento del capital natural, brindando importantes servicios de suministro (agua y alimentos), soporte (ciclos biogeoquímicos), regulación (clima y nutrientes) y culturales (creativos y religiosos) (Almeida-Leñero *et al.*, 2007), reconociéndose como sistemas de importancia ecológica, social, económica y ambiental (Challenger, 2003). No obstante, han sido alterados fuertemente por diversas acciones antrópicas ocasionando una acelerada pérdida en la cobertura vegetal, alrededor del 38.86%. (INEGI, 2014), lo que modifica diversos procesos ecológicos, así como su funcionalidad (Sarukhán *et al.*, 2009).

La interacción de las plantas con los HMA en los bosques templados no ha sido estudiada a detalle, ya que se ha asumido que la presencia de HMA es menor en los ecosistemas templados que en ecosistemas tropicales, debido a que las especies de plantas características de los bosques templados son consideradas hospederos ectomicorrícicos obligados (Moreno-Unda, 2008; Smith y Read, 2008). Sin embargo, en los últimos años se han reportado trabajos donde se menciona la función que cumplen estos hongos en los bosques, observando la presencia de HMA tanto en especies arbóreas como especies herbáceas y arbustivas del sotobosque (Wang y Qiu, 2006; Smith y Read, 2008).

Los bosques templados se caracterizan por tener microsítios heterogéneos; que afectan la composición de las estructuras fúngicas intrarradicales de HMA, así como

la selectividad del huésped en dicha interacción (Davison *et al.*, 2011; Dumbrell *et al.*, 2011). Se ha reportado que en especies arbóreas la colonización por HMA es baja y, por lo tanto, la identidad de estas especies vegetales tiene un impacto positivo en la subestimación de las características de la comunidad de HMA en bosques templados (Rožek *et al.*, 2020).

Uno de los primeros trabajos sobre los HMA en ecosistemas templados fue el de Johnson *et al.* (1991), realizado en el continente europeo, donde logró establecer que en sitios de bosque templado y campos de abandono la infectividad de colonización de HMA se incrementa con el tiempo de abandono y posteriormente disminuye en los estados más avanzados de la sucesión. Dicha idea fue la base para que posteriormente se pudiera demostrar que las comunidades de HMA en las raíces cambian a lo largo del gradiente de perturbación, teniendo una mayor presencia de colonización en bosques templados con baja intensidad de manejo (Öpik *et al.*, 2006; Öpik *et al.*, 2008). También, se ha observado que las comunidades de HMA en rodales jóvenes y viejos pueden diferir tanto en la presencia como en la abundancia de taxa de HMA (Davison *et al.*, 2011). Estableciendo que el manejo forestal intensivo modifica a las comunidades de hongos, los cuales a su vez ejercen diferentes impactos en las especies de plantas presentes (Uibopuu *et al.*, 2012).

Para el caso de México, se ha demostrado que en bosques de *Pinus*, *Quercus* y *Juniperus*, la presencia de propágulos de HMA en ambientes perturbados promueven el desarrollo en etapas tempranas del ciclo de vida de especies arbóreas (Díaz *et al.*, 2010; Olivera-Morales *et al.*, 2011). La especie *Quercus rugosa*, localizada en un bosque templado dentro de la Ciudad de México, incrementa su supervivencia en etapas tempranas (plántula y juveniles) de su desarrollo al asociarse con los HMA (Olivera-Morales *et al.*, 2011). Adicionalmente, se ha reportado que el micelio de estos hongos al asociarse con componentes orgánicos e inorgánicos de los diferentes horizontes del suelo, permiten una mayor estabilidad y estructura, sugiriendo que los HMA son un componente biótico que puede contribuir a la estabilidad de los suelos andosoles y así evitar la degradación de los

bosques, como se comprobó en un bosque de *Pinus* del estado de Tlaxcala (Jiménez-Martínez *et al.*, 2019).

La alteración en la cobertura vegetal ya sea por factores naturales o antrópicos en los bosques templados promueve el establecimiento de especies de vegetación secundaria (principalmente arbustivas y herbáceas). La vegetación secundaria se define como una comunidad vegetal compuesta por una asociación de especies que no tiene una composición florística definida y que varía en función del tiempo de abandono, tipo, frecuencia e intensidad del disturbio (Zamora-Crescencio *et al.*, 2011). En particular, las especies arbustivas de la vegetación secundaria pertenecen a diferentes etapas serales que pueden o no estar relacionadas con un estado “maduro” de la vegetación (Martínez-Camacho *et al.* 2018).

Las especies de plantas que conforman a la vegetación secundaria son elementos importantes en la función de los bosques templados, después de haber ocurrido un disturbio (Bartels y Chen, 2010; Mejía *et al.*, 2018). Este tipo de plantas tienen altas tasas de renovación del follaje por lo que, aportan una mayor cantidad y calidad de hojarasca al mantillo. En promedio la hojarasca de herbáceas y arbustos se descompone dos veces más rápido que la hojarasca de especies arbóreas, con una menor cantidad de compuestos recalcitrantes (Muller, 2003). Se sabe que las especies de vegetación secundaria tienen mayor concentración foliar de nutrientes como nitrógeno (N), fósforo (P), potasio (K) y magnesio (Mg), lo que favorece una rápida descomposición de la materia orgánica (MO) y, por lo tanto, facilitan el reciclaje de nutrientes en el bosque. El sistema radical de estas especies junto con otros microorganismos (ej, hongos y bacterias), favorecen la formación de agregados por medio de la adhesión de partículas, dando una mayor estructura y estabilidad al suelo (Guadarrama *et al.*, 2004). Se ha comprobado que algunas especies de la vegetación secundaria funcionan como nodrizas para plántulas de especies de bosque maduro, ya que generan las condiciones microclimáticas óptimas de humedad y temperatura para la germinación y el establecimiento de diversas especies de coníferas (Ramírez-Contreras y Rodríguez-Trejo, 2009).

Además, son fuente de alimento de numerosos vertebrados e invertebrados (Gilliam, 2007; Villaseñor y Magaña, 2006).

La presencia de especies de vegetación secundaria en sitios perturbados permite que numerosas interacciones bióticas no sean interrumpidas, como es el caso de la asociación mutualista con HMA, los cuales favorecen el establecimiento y tolerancia de las especies vegetales ante zonas con propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo alterados, siendo relevantes en el mantenimiento y estructuración de las comunidades de un ecosistema, mediante la absorción eficiente y ciclaje nutrientes, es decir, son organismos determinantes en el éxito de la regeneración natural del ecosistema (Requena *et al.*, 2001; Klironomos, 2002; Smith y Read, 2008; Massenssini *et al.*, 2014).

1.4 HMA en la vegetación secundaria

Las especies de vegetación secundaria desempeñan un papel fundamental en el mantenimiento de la colonización y diversidad de HMA en los bosques templados. Este grupo de plantas son capaces de asociarse fácilmente con los HMA, generando efectos tanto positivos como negativos, dependiendo de las condiciones abióticas y bióticas del sitio (Santos *et al.*, 2013; Massenssini *et al.*, 2014). Se ha reportado una alta diversidad de HMA en raíces de plantas que forman parte del sotobosque (van der Heijden *et al.*, 2008). Se ha comprobado que la asociación micorrícica arbuscular en ecosistemas templados está presente en las raíces de especies herbáceas y arbustivas, debido a que éstas al cubrir aproximadamente el 90% de la diversidad vegetal del sotobosque, presentan una mayor cantidad de raíces que estimulan el crecimiento y ramificación del micelio de HMA (Gilliam 2007; Smith y Read 2008; Rožek *et al.*, 2020)

Un estudio enfocado en la vegetación secundaria en Estonia reportó que existe una correlación positiva entre la diversidad de plantas presentes y la colonización por HMA. A medida que avanzaba la sucesión, los HMA se presentaron más rápido que las plantas, permitiendo una mayor probabilidad de colonización fúngica e impulsando la dinámica de la sucesión secundaria (García de León *et al.*, 2016). También se ha observado que las comunidades de HMA en plantas arbustivas y

herbáceas son capaces de recuperarse con rapidez en hábitats recientemente perturbados, dispersándose velozmente por el bosque, es decir, la colonización de HMA tiene una mayor capacidad de dispersión y colonización en comparación con el establecimiento de especies vegetales (García de León *et al.*, 2016).

En el caso particular de México, en especies arbustivas del sotobosque se ha reportado, que el porcentaje de colonización por HMA varía dependiendo de la temporalidad (secas y lluvias). Pérez-Peralta (2013), realizó un trabajo en el Parque Nacional Izta-Popo donde observó el porcentaje de colonización micorrícica arbuscular en las plantas más representativas durante la temporada de lluvias y secas, de tal manera que hubo especies que presentaron porcentajes mayores durante la temporada seca pero también durante la época lluviosa. Para el caso de las especies con mayor colonización en secas pudo estar asociada a la alta actividad de la simbiosis ante el estrés hídrico producido por la falta de humedad, mientras que, para las especies con una mayor colonización durante la temporada de lluvias, se pudo reflejar por los altos porcentajes de humedad en el suelo, ya que favorece la germinación de esporas y por lo tanto origina la infección en las raíces (Panwar y Taradfar, 2006). A su vez, Vázquez-Santos (2016) demostró que *Acaena elongata*, una especie arbustiva característica de bosques templados, tiene una asociación con los HMA que es benéfica durante las etapas tempranas de su ciclo de vida, debido a que ayuda a su establecimiento y supervivencia, sin embargo, durante la etapa reproductiva parece tener efectos negativos, donde se presentó una disminución de proporciones de estructuras reproductivas (flores y frutos, jóvenes y maduros) cuando existieron mayores porcentajes de colonización total, pudiendo reflejar el cambio de dirección de la relación mutualista a antagonista. Relacionándolo con la asignación de recursos por parte de la planta, debido a que mantener la asociación micorrícica representa un alto costo energético.

1.5 Factores que determinan la colonización por HMA

Existen diversos factores bióticos y abióticos que influyen sobre la dinámica temporal y espacial de la colonización micorrícica arbuscular como, por ejemplo, las características de las especies de plantas hospederas, los años de muestreos, el

sitio de colecta, el microclima, la intensidad de luz y los nutrientes disponibles del suelo (Smith y Read, 2008).

1.5.1 Factores bióticos

La producción de estructuras fúngicas intrarradicales dependen de la planta hospedera con el que se forme la asociación, ya que va a estar relacionada con su identidad biológica y los atributos de historias de vida de ambos interactuantes (Chaudhary *et al.*, 2008). Por ejemplo, en el caso de los HMA los vectores de dispersión de estructuras fúngicas como las esporas, dependen del viento, corrientes de agua, invertebrados y pequeños mamíferos que se encuentren en el suelo (Mangan y Adler 2000), pero también puede colonizar raíces nuevas mediante el crecimiento de hifas y segmentos de raíces infectadas, que están aún viables en la matriz del suelo, aunque a menor escala (Willis *et al.*, 2013).

Los HMA están relacionados con el ciclo de vida de las plantas y, por lo tanto, de sus patrones fenológicos (Camargo-Ricalde y Esperón-Rodríguez, 2005; Álvarez-Sánchez, 2009). Se ha reportado que diferentes especies de HMA tienen fenologías contrastantes y estacionales (Pringle y Bever, 2002), por ejemplo, existen aumentos en la cantidad de esporas a medida que especies de cultivos maduran y se cosechan (Hayman *et al.*, 1975), así como aumentos en la esporulación fúngica dependiendo de la temporalidad, minimizando la competencia interespecífica por las raíces (Merryweather y Fitter 1998; Pringle y Bever, 2002), contribuyendo de esta manera a una comunidad diversa de HMA. Cuando el huésped es joven tiene altos porcentajes de colonización; conforme aumenta de tamaño y comienza la floración, disminuye la colonización y al terminar el ciclo de vida la colonización micorrízica desaparece casi en su totalidad, como se reportó en el trabajo de Gavito y Varela, (1993), realizados en cultivos de maíz de Tlaxcala, México. Además, se ha reportado que la colonización micorrízica arbuscular es mayor en el periodo reproductivo de su planta huésped (*Carica papaya*), lo que es explicado a partir del aumento en el requerimiento nutricional de la planta para poder producir flores y frutos, (Vega-Frutis, 2009). Resulta importante considerar que las

variaciones en los cambios en la colonización micorrícica arbuscular se encuentran regulados, también, por factores abióticos.

1.5.2 Factores abióticos

La colonización intrarradical por HMA está estrechamente relacionada con factores ambientales, edáficos (propiedades físicas y químicas del suelo) e incluso el grado de disturbio del lugar de estudio (Camargo-Ricalde y Esperón-Rodríguez, 2005; Chaudhary *et al.*, 2008).

La temporalidad está determinada por cambios significativos en la precipitación y temperatura. La precipitación altera el contenido de humedad del suelo y las tasas de evapotranspiración, lo cual a su vez afecta a la comunidad de HMA (Chaudhary *et al.*, 2008). En condiciones de estrés hídrico los HMA modifican la cantidad de colonización intrarradical y la producción de arbusculos y vesículas para mantener el estado fisiológico de la planta hospedera (Martínez-García, 2011). Se sabe que la colonización micorrícica arbuscular es mayor en la temporada seca debido a que en este tiempo existen altos niveles de nutrientes en el suelo y porcentajes de humedad relativa bajos, generando que las hifas extrarradicales de los HMA aumenten su capacidad de exploración en el suelo, para poder incrementar la absorción de nutrientes y agua por parte de las raíces de las plantas (Vega-Frutis y Guevara, 2013), y por lo tanto, durante la temporada lluviosa la colonización disminuye significativamente. Sin embargo, también se ha observado un patrón inverso, donde la temporada lluviosa puede presentar una mayor colonización de HMA. Durante esta época el micelio extra e intrarradical aumenta, debido a que se favorece la germinación de esporas, y como resultado aumentan las tasas de colonización (Ragupathy y Mahadevan, 1993).

El aumento de la temperatura, al igual que la precipitación, mejoran la descomposición de la materia orgánica y modifican las concentraciones de nutrientes, llegando a acelerar las interacciones con la biota del suelo (Jing *et al.*, 2015; Morriën *et al.*, 2017). Por ejemplo, a una temperatura de 30°C se puede llegar a producir un incremento del 20% en la colonización por HMA (Gerdemann y Nicolson, 1963). De igual manera los cambios en el microclima del suelo alteran la

colonización de HMA (Lovera y Cuenca, 1991), por ejemplo, las plantas micorrícicas obligadas responden positivamente a las altas temperaturas, debido a que los HMA pueden compensar los cambios inducidos por la temperatura en las raíces, aumentando el crecimiento de las hifas extrarradicales (Menzel *et al.*, 2016). En cambio, a temperaturas bajas, pueden generar una reducción en el crecimiento hifal y en el crecimiento de la raíz, reduciendo a su vez encuentros raíz-hifa, lo que provoca menos probabilidad de colonización intrarradical (Liu *et al.*, 2004).

Los cambios en la precipitación y la temperatura pueden determinar que una especie de HMA sea fisiológicamente activa en una estación y no en otra, sugiriendo a su vez una división temporal de los recursos vegetales (Pringle y Bever, 2002). Así mismo, la variación en la presencia/ausencia y abundancia de las estructuras fúngicas dependen también de la disponibilidad de nutrientes del suelo, la cual está relacionada con la temporalidad, relacionando de esta manera el éxito de colonización con el ciclo vital de la planta (Smith y Read, 2008). Es decir, la heterogeneidad temporal de la comunidad fúngica puede tener fuertes impactos en los procesos de la comunidad vegetal y del ecosistema (Pringle y Bever, 2002).

La apertura de claros de dosel es un factor que forma parte de la dinámica natural de los bosques templados e influye sobre la colonización por HMA. Ello debido a que la intensidad lumínica alta provoca incrementos en la colonización por HMA en la raíz (Guerrero, 1996). Una alta intensidad de luz fotosintéticamente activa disponible incrementa la colonización por HMA, debido a que la tasa fotosintética permite un aumento en la cantidad de carbono destinado para los HMA, ya que estos hongos obtienen su fuente de carbono a partir de productos fotosintéticos de su hospedero (Redhead, 1977), a su vez una limitación de C, que puede ocurrir en sitios con dosel muy cerrado, puede resultar en un decremento de la abundancia de los HMA en las raíces de las plantas (Johnson *et al.*, 2015).

Otro factor ambiental que determina la colonización de HMA a sus hospederos, está relacionada con la altitud. Se ha sugerido que las interacciones entre HMA y su huésped pueden verse alteradas en altitudes elevadas, probablemente debido a los factores ambientales estresantes (ej. la temperatura y la disponibilidad de

nutrientes), o bien por una menor presencia de HMA en el suelo indicando una menor probabilidad de colonización (Liu *et al.*, 2021). Un ejemplo de esto se reportó en el estudio realizado por Liu *et al.* (2021), en el cual establecieron que la colonización en raíces de *Galinsoga quadriradiata*, disminuyó conforme la elevación era mayor, debido a que las condiciones ambientales fueron extremas.

Por su parte, dentro de las propiedades químicas del suelo se encuentra el pH y la disponibilidad de nutrientes. Se ha observado que en suelos con textura franca se da un incremento en la presencia de HMA, ya que permite un mayor desarrollo de hifas y producción de glomalina, lo cual favorece la formación de agregados permitiendo una mejor estabilidad edáfica (Morrel *et al.*, 2009).

Los suelos tanto con pH alcalino como ácidos pueden modificar la disponibilidad de nutrientes en el suelo y, por lo tanto, la interacción de éstos con los HMA (Chaudhary *et al.*, 2008). Se ha observado que existe una variación en el porcentaje de colonización por HMA en suelos con pH diferente, donde lo recomendable es tener un intervalo entre 6 y 7, ya que incrementos en el pH del suelo se pueden relacionar con un decremento en la colonización por HMA en raíces, inclusive, la completa eliminación de estos (Abbot y Robson, 1991). Por ejemplo, en un estudio realizado por Boeraeve *et al.* (2019), en un bosque de Bélgica, reportaron que la micorriza arbuscular en hierbas de bosques templados son fuertemente influenciados por las condiciones locales, como el pH del suelo, ya que se observó que la disminución de pH afectó negativamente tasas de colonización de HMA.

La disponibilidad de nutrientes regula de forma significativa la asociación micorrícica arbuscular, debido a que se ha comprobado que los HMA aumentan la absorción del nutriente que se encuentra más limitado en el suelo (Johnson, 2010), como es el caso del nitrógeno y el fósforo, principalmente. Se ha observado que los beneficios de la micorriza arbuscular serán mayores cuando la disponibilidad de P en el suelo es limitada, pero no el N. En el caso de los bosques templados el P en el suelo se encuentra limitado y por lo tanto al existir la interfase raíz- suelo, los HMA absorben, transportan y transfieren este P a la planta (Smith *et al.*, 2003; Rožek *et*

al., 2020), se ha estimado que las hifas de HMA pueden aportar hasta el 80% del P (DeLuca *et al.*, 2002), permitiendo una fuerte asociación mutualista.

Mientras que, la limitación de N en el suelo reduce la capacidad fotosintética de la planta y, por lo tanto, el suministro de C para los HMA. Sin embargo, también cuando los valores de N y P no sean limitados en el suelo y en cambio se encuentren en altos niveles, las plantas tenderán a reducir la asignación de C a las raíces o bien puede aumentar la competencia entre los HMA y por ende se reducirá la diversidad de HMA y las tasas de colonización (Hoeksema *et al.*, 2010; Johnson, 2010). En particular las altas concentraciones de N en el suelo pueden reducir o inhibir la colonización por HMA, esto se debe a que grandes cantidades de N afectan la cantidad de exudados en las raíces, que son importantes para la adhesión, penetración y colonización de estos hongos (Boeraeve *et al.*, 2019), la presencia de un sistema rico en N y P permite contemplar un escenario de parasitismo del hongo hacia la planta (Johnson, 2010).

Por último, es importante considerar que existen factores externos que modifican las condiciones naturales de los bosques ocasionando cambios microclimáticos y en las propiedades edáficas. El grado de disturbio también tiene efectos en la colonización de HMA, reportando que existe una mayor presencia en sistemas naturales en comparación con aquellos que han sido afectados por la actividad humana (Opik *et al.*, 2006), y que, si se da una alteración severa, genera una baja presencia de HMA en el suelo, el cual se recupera gradualmente conforme aumentan los niveles de inóculo micorrízico y aumenta el establecimiento de plantas y con ello la cubierta vegetal (Brundrett y Ashwath, 2013).

2. JUSTIFICACIÓN

Los bosques templados de México han sufrido transformaciones provocadas por actividades antropogénicas. En la Ciudad de México existen remanentes de bosques templados, como es el caso del bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del río Magdalena, al sur oeste de la ciudad. Este bosque aledaño a la ciudad está sujeto a un complejo deterioro causado por diversas actividades humanas, principalmente agricultura, urbanismo y turismo. A pesar de esto el bosque de *Abies*

religiosa, es un área que cuenta con diversas especies vegetales, donde el establecimiento de la vegetación secundaria permite que sigan ocurriendo funciones y procesos ecológicos que son indispensables para la conservación de la biodiversidad y el mantenimiento de la calidad del aire de la ciudad y de la calidad del suelo del bosque (Martínez-Orea, 2020). Las especies de la vegetación secundaria tienen diferentes estrategias para adquirir nutrientes del suelo y establecerse en sitios perturbados, entre las cuales se encuentra la asociación mutualista con hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). Los cuales generan respuestas a nivel individual hacia el hospedero, ya sea positivas como negativas, dependiendo de las condiciones abióticas y bióticas del sitio (Pimienta-Barrios *et al.*, 2009).

En este bosque los estudios realizados sobre la asociación entre HMA y las plantas, se ha centrado en especies arbóreas, debido a que en este tipo de ecosistema las plantas características dominantes (oyameles) son consideradas hospederas ectomicorrícicas obligadas (Cázares y Trappe, 1993; Moreno-Unda, 2008). El desconocimiento de la relación existente entre los HMA y las especies arbustivas de vegetación secundaria puede subestimar el efecto que genera la micorriza arbuscular en estas especies vegetales y en la funcionalidad del bosque. La identificación de los HMA en las comunidades vegetales mediante la cuantificación de estructuras fúngicas en las raíces del hospedero permite determinar si la planta presenta o no asociación micorrícica, es decir, que el hongo y su hospedero llevan a cabo una transferencia bidireccional de nutrientes. Por lo cual, estudiar el papel que desempeñan estos hongos en especies arbustivas características y representativas del sotobosque sometidas a diferentes condiciones ambientales, permitirá un acercamiento al entendimiento para conocer la función de dicha simbiosis en estas especies vegetales importantes para la regeneración y resiliencia del bosque.

3. OBJETIVOS:

3.1 General:

Analizar temporal y espacialmente, la asociación micorrízica arbuscular con especies dominantes del estrato arbustivo del bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del río Magdalena.

3.2 Particulares:

- Cuantificar temporal (secas y lluvias) y espacialmente el porcentaje de estructuras fúngicas en seis especies arbustivas de vegetación secundaria.
- Relacionar el porcentaje de colonización total de los HMA con la cobertura y altura de las seis especies arbustivas de vegetación secundaria.
- Evaluar el porcentaje de colonización intrarradical espacial y temporalmente de las especies de vegetación secundaria y su relación con algunas variables abióticas.

4. HIPÓTESIS

Dado que el porcentaje de colonización por los hongos micorrizógenos arbusculares es influenciado por los cambios temporales y espaciales en la disponibilidad de nutrientes y agua del suelo, así como por los rasgos de historia de vida del hospedero, esperamos obtener:

- Porcentajes de colonización de estructuras fúngicas mayores durante la temporada seca que durante la temporada lluviosa, debido al estrés hídrico que presentan los hongos durante esta temporada es mayor.
- Un mayor porcentaje de colonización intrarradical en aquellas especies vegetales que requieran una mayor asignación de recursos.
- Porcentajes de colonización mayores en el sitio de menor altitud, debido a que presentan menores condiciones estresantes.
- Correlación positiva entre el porcentaje de colonización total y las variables dasométricas de cada especie arbustiva.

5. MÉTODO

5.1 Área de estudio

La cuenca del río Magdalena (CRM) se localiza en el límite suroccidental de la Ciudad de México, entre las alcaldías Magdalena Contreras, Álvaro Obregón y Cuajimalpa (Cantoral *et. al.*, 2009). Se encuentra en la Sierra de las Cruces, misma que corresponde a la región fisiográfica del Sistema Volcánico Transversal, con coordenadas 19° 13' 53" y 19° 18' 12" N y 99° 14' 50" 99° 20' 30" W y presenta un relieve irregular que va de los 2,500m s.n.m. a 3,850m s.n.m. (Almeida-Leñero *et. al.* 2007). De acuerdo con su gradiente altitudinal, en la parte más alta predominan el bosque de pino (*Pinus hartwegii*), en la parte media los más extendidos es el bosque de oyamel (*Abies religiosa*) y en la más baja el bosque mixto y de encino (*Quercus spp*) (Cantoral *et. al.*, 2009).

5.2 El bosque de *Abies religiosa*

El bosque de *Abies religiosa* u oyamel es un bosque perennifolio, alto, medianamente denso, aunque hay zonas muy abiertas. Se encuentra entre los 2,700 y 3,500 m s.n.m. y representa el 37.8% (1,130 ha) de la superficie total de la cuenca (Santibáñez-Andrade, 2009). El clima es de tipo templado subhúmedo, con una temperatura media anual de 13°C y una precipitación media anual de 950-1300 mm; la temporada lluviosa va de mayo a octubre y la seca de noviembre a abril (Delgadillo-Duran, 2011). El suelo es de tipo litosol y andosol húmico, profundo (>30 cm) rico en materia orgánica, con textura franco-arenosa, rocosidad promedio de 18 %; húmedo la mayor parte del año y se encuentra cubierto casi en su totalidad por líquenes y musgos (Rzedowski y Rzedowski,2005). La disponibilidad de N en el suelo es alta, mientras que la disponibilidad de P es baja y limitante (Delgadillo-Duran, 2011).

Es un bosque que presenta una alta heterogeneidad en su composición y estructura. La especie dominante del estrato arbóreo es *Abies religiosa* y alcanza una altura que oscila entre los 20 y 40 m (Santibáñez-Andrade, 2009). Por otro lado, en el estrato arbustivo las especies dominantes son *Acaena elongata*, *Roldana angulifolia*, *Cestrum thyrsoideum* y *Roldana barba-johannis*, las cuales son parte de

la vegetación secundaria del bosque. La densidad de la cubierta arbustiva aumenta considerablemente bajo condiciones de perturbación (Rzedowski y Rzedowski, 2005). Así mismo, la condición natural de este bosque ha disminuido y por lo tanto han aumentado las zonas perturbadas, las causas de esta disminución pueden deberse a diversos factores, entre los que destacan la tala clandestina, los incendios y a la presión que ejercen los visitantes del bosque.

5.3 Especies de estudio

Se seleccionaron seis especies del estrato arbustivo pertenecientes a la vegetación secundaria (Figura 1) del bosque de *Abies religiosa*, con altos valores de importancia y primordiales para la regeneración del bosque de acuerdo con los resultados descritos en el trabajo de Martínez-Orea (2020), las cuales fueron:

Ageratina glabrata (H.B.K.) King & Rob, *Roldana barba-johannis* (DC.), *Roldana angulifolia* (DC.), *Cestrum thyrsoides* (Kunth), *Solanum cervantesii* (Lag) y *Symphoricarpos microphyllus* (Rzedowski). (Cuadro 1):

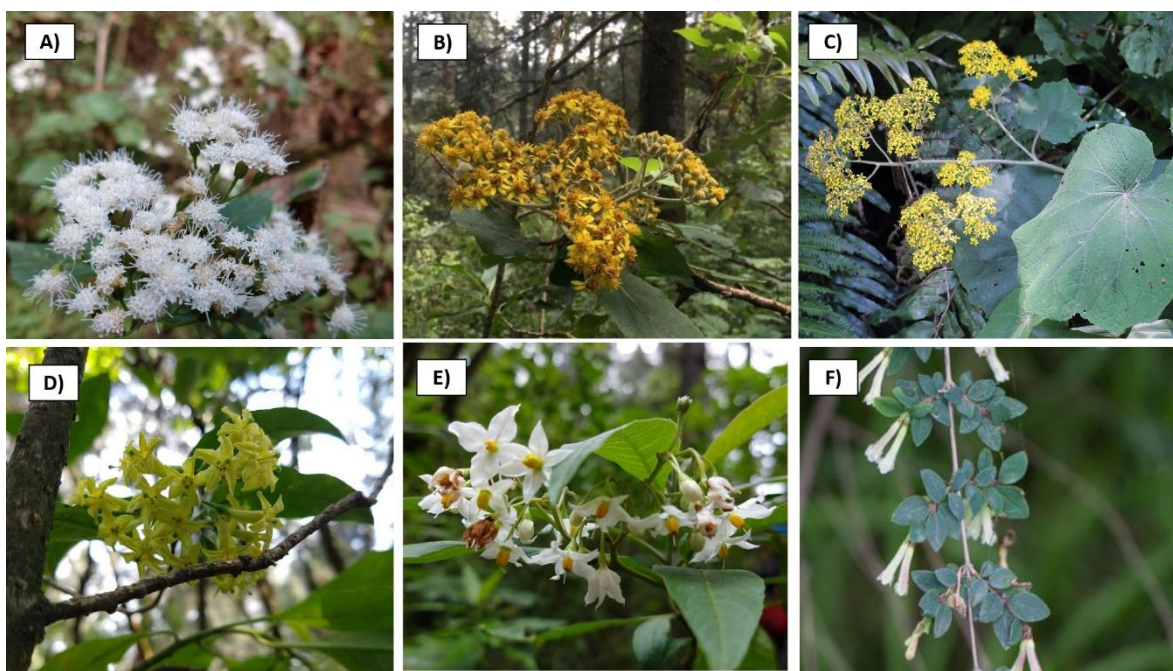


Figura 1. Imágenes de las flores de las especies de estudio. A) *Ageratina glabrata* B) *Roldana barba-johannis*; C) *Roldana angulifolia*; D) *Cestrum thyrsoides*; E) *Solanum cervantesii*; F) *Symphoricarpos microphyllus*.

Cuadro 1. Características morfológicas y ubicación de las seis especies arbustivas estudiadas en el bosque de *Abies religiosa* de la CRM.

Especie	Altura	Hojas	Flores	Frutos	Hábitat	Distribución
Familia Asteraceae						
<i>Ageratina glabrata</i> (H.B.K.) King & Rob	2.5 m	Oblongas, ápice agudo y borde aserrado	Inflorescencias dispuestas en corimbos. Corolas blancas o con tintes rosados en los lóbulos	Aquenios.	Bosques de oyamel, pino, encino y mesófilo.	Desde San Luís Potosí hasta Oaxaca.
<i>Roldana barbajohannis</i> (DC.)	1.5-3 m	Ovadas y oblongas, agudas con bordes denticulados.	Inflorescencias en forma de cimas con cabezuelas radiadas. De 5 a 8 flores liguladas amarillas.	Aquenios de color café-amarillento y cerdas del vilano de color blanco.	Bosques de <i>Abies</i> , <i>Pinus</i> y de <i>Quercus</i> , bosques mesófilos de montaña y matorrales secundarios.	Michoacán a Hidalgo, Veracruz y Guatemala.
<i>Roldana angulifolia</i> (DC.)	1 a 3 m	Pecioladas con forma suborbicular, borde denticulado-mucronado.	Inflorescencias paniculado-cimosas y pedunculadas. Tiene 5 a 7 flores liguladas de color amarillo.	Aquenios claviformes de color café rojizo. Vilano con cerdas largas y blancas.	Bosques de <i>Abies</i> , <i>Pinus</i> y de <i>Quercus</i> , bosques mesófilos de montaña y matorrales secundarios.	Sinaloa, Durango y San Luis Potosí a Puebla y Chiapas.

Familia Solanaceae						
<i>Cestrum thyrsoideum</i> (Kunth)	0.5-3 m	Pecioladas, ápice acumulado, base aguda. Haz de color verde oscuro y envés pálido. con olor fuerte y conspicuo.	Inflorescencias axilares y terminales que pueden tener de 4 a 14 flores. Corola de color amarillo.	Baya blanco-verdosa.	Bosque de encino, pino y de oyamel.	Se distribuye desde Jalisco a Tlaxcala, Morelos y Puebla.
<i>Solanum cervantesii</i> (Lag)	1 a 5 m	Juveniles pubescentes y maduras glabras pecioladas.	Inflorescencia en cimas compuestas, corola blanca.	Baya globosa roja, en la madurez se vuelve negra.	Lugares secos y húmedos.	Desde San Luis Potosí hasta Guanajuato y de Veracruz a El Salvador y Honduras.
Familia Caprifoliaceae						
<i>Symphoricarpos microphyllus</i> (Rzedowski)	1 a 3 m	Ovaladas, ápice de agudo a redondeado, bordes enteros y color verde oscuro.	Solitarias, dispuestas de manera axilar, con pedúnculo corto, cáliz glabro y corola campanulada.	Drupa de color blanco.	Matorrales, pastizales, bosque de encino y de coníferas.	Desde Nuevo México hasta Guatemala.

5.4 Estructuras fúngicas de los HMA

El porcentaje de colonización por HMA se cuantifica mediante la visualización de estructuras fúngicas en las raíces de su hospedero. La colonización comienza cuando los propágulos (esporas, hifas extrarradicales o raíces colonizadas) entran en contacto con una raíz que puede ser colonizada, como es el caso de las raíces más jóvenes. Una vez colonizada la raíz, de manera intrarradical se desarrollan estructuras fúngicas como los arbúsculos, hifas, esporas y vesículas (Figura 2, Smith y Read, 2008).

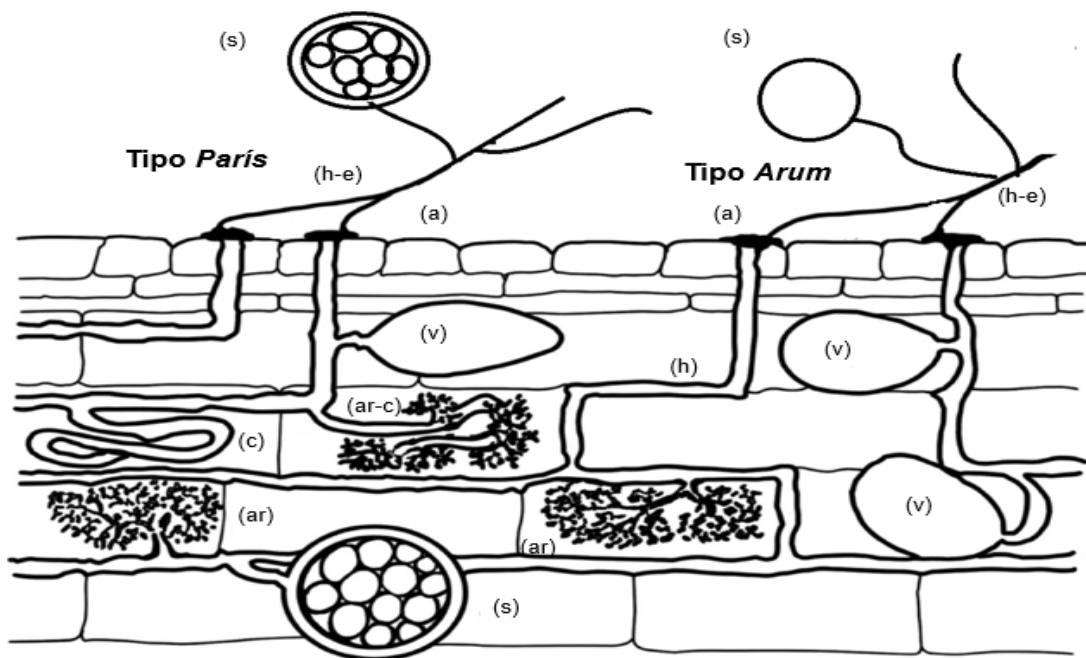


Figura 2. Esquema de las estructuras morfológicas intra y extrarradicales de los HMA. (a)=apresorio;(ar)=arbúsculo;(ar-c)=arbúsculo enrollado;(c)=coils (ovillos);(h)=hifa intracelular;(h-e)=hifa extracelular;(s)=esporas;(v)=vesículas. Modificado de Willis (2013).

5.4.1 Estructuras intra y extrarradicales

- Arbúsculos (ar): Ramificaciones sucesivas de las hifas capaces de invaginar la membrana plasmática de las células corticales de la raíz. Son sitios de intercambio de nutrientes y metabolitos entre el hongo y su hospedero. Viven en promedio 14 días, después la célula vegetal se restablece y el hongo se degrada (Hernández-Cuevas *et al.*, 2003).

- Vesículas (v): Engrosamiento de hifas donde se almacenan lípidos, por lo cual, tienen la función de almacenamiento. Además, tienen un papel como auxiliar de propágulos del hongo, al intervenir en la formación de esporas y ayudar en el metabolismo de ciertos nutrientes como es el caso del fósforo (almacenamiento de gránulos de polifosfatos) (Smith y Read, 2008; Cuenca, 2015).
- Ovillos (Coils): Enrollamientos de las hifas a los cuales se les ha dado un papel de intercambio de nutrientes y agua (Smith y Read, 2008).
- Esporas (e): Propágulos más importantes de los HMA, debido a su resistencia a condiciones adversas, son multinucleadas y con abundantes compuestos de carbono (Smith y Read, 2008). Pueden encontrarse tanto dentro de las raíces como en el suelo (Bonfante *et al.*, 1994), también son estructuras que tienen un carácter taxonómico.
- Hifas (h): Actúan como propágulos, crecen longitudinalmente en los espacios intracelulares y tienen un desarrollo rápido, sus paredes están formadas de quitina y quitosano (Smith y Read, 2008).

5.5 Trabajo de campo.

5.5.1 Ubicación de sitios y colecta de raíces

Se seleccionaron dos sitios dentro del bosque de *Abies religiosa*, localizados a diferente altitud, 3202 m s.n.m. (sitio 1) y 3092 m s.n.m. (sitio 2), ubicados en las coordenadas 19° 15' 50.3" N y 99° 17' 55.7" W y 19° 15' 46.94" N y 99° 17' 20.08" W, respectivamente (Figura 3), los sitios elegidos tenían la característica de ser zonas donde coexisten las 6 especies arbustivas elegidas para el estudio. En cada sitio se eligió, una población de 10 individuos de cada especie vegetal: *Ageratina glabrata*, *Roldana angulifolia*, *Roldana barba-johannis*, *Symphoricarpos microphyllus*, *Cestrum thyrsoideum* y *Solanum cervantesii*, los cuales se eligieron teniendo una altura similar, entre cada especie (Cuadro 2). Se realizaron 2 recolectas de raíces finas (raíces secundarias) de cada individuo de estudio, abarcando las dos temporadas del año, lluvias (agosto 2019) y secas (febrero 2020). Las raíces colectas se guardaron en bolsas papel y se transportaron hasta el

laboratorio de Dinámica de Comunidades de la Facultad de Ciencias, donde posteriormente fueron resguardadas en refrigeración hasta antes del proceso de tinción (menos de 24 horas). De manera que el número total de individuos muestreados fue de 240, que corresponden a 6 especies * 2 sitios * 2 temporadas * 10 individuos.

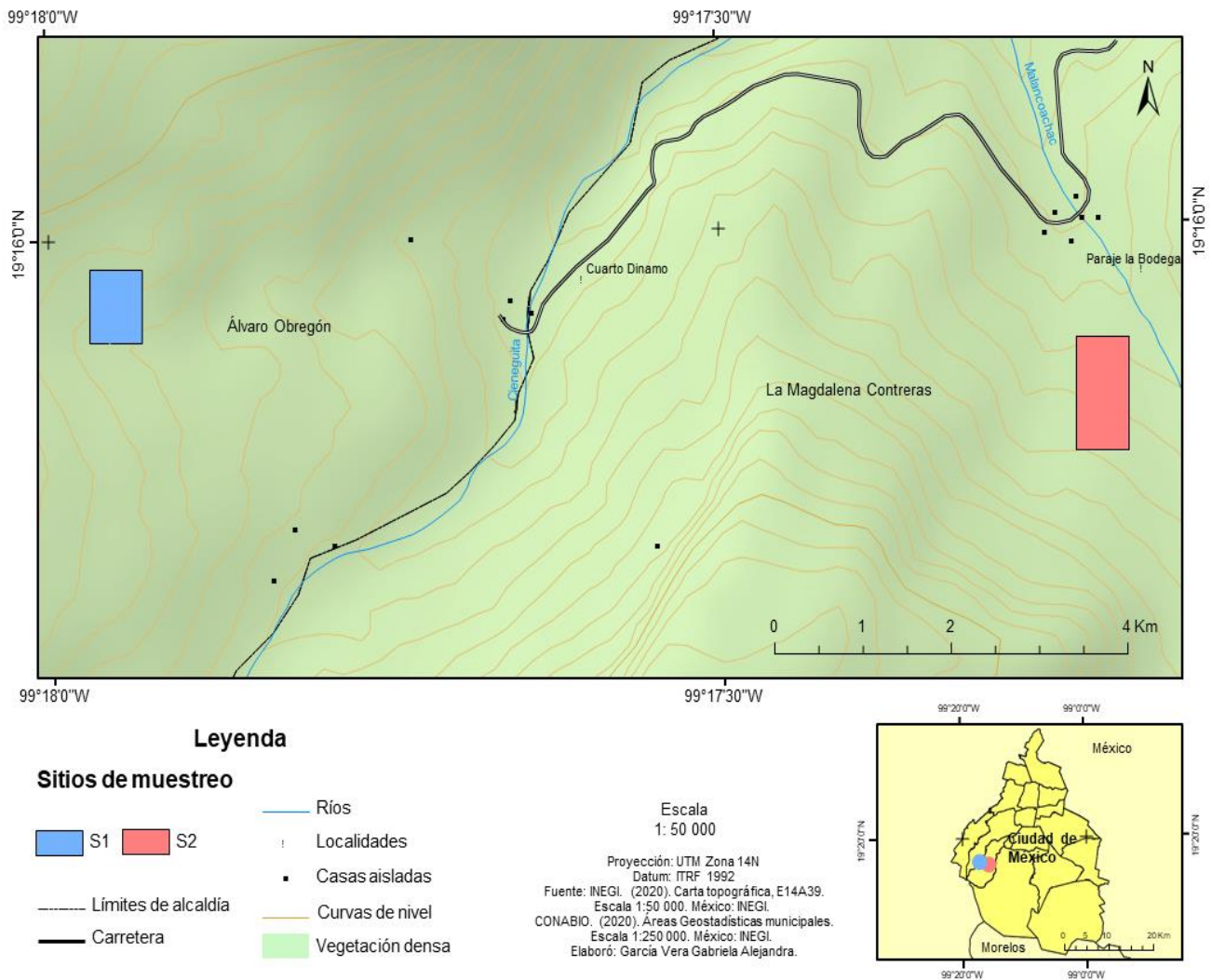


Figura 3. Ubicación geográfica de los sitios de estudio en el bosque de *Abies religiosa* de la cuenca del río Magdalena.

Para obtener la información de las variables dasométricas (cobertura y altura) en cada individuo seleccionado se midió su altura con ayuda de un flexómetro y para obtener la cobertura de cada individuo se hizo la medición de dos diámetros

perpendiculares (D1 y D2, Figura 4), esto se realizó en dos fechas, lluvias (agosto 2019) y secas (febrero 2020), cuando se colectaron las raíces.

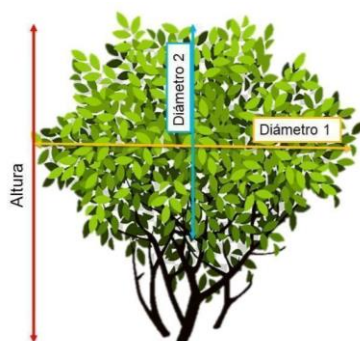


Figura 4. Muestra la obtención de variables dasométricas (altura, diámetro 1 y diámetro 2) para cada individuo de estudio.

Cuadro 2. Promedios \pm D.E. de las coberturas y alturas de cada especie arbustiva, en ambas temporadas y sitios.

Especie	Variable	Sitio	Lluvias (m)	Secas(m)
<i>Ageratina glabrata</i>	Cobertura	1	1.25 \pm 0.46	1.69 \pm 0.62
		2	3.11 \pm 2.45	2.50 \pm 0.46
	Altura	1	1.91 \pm 0.25	2.24 \pm 0.27
		2	2.72 \pm 0.19	2.21 \pm 0.20
<i>Roldana barba-johannis</i>	Cobertura	1	3.92 \pm 0.61	4.75 \pm 0.64
		2	1.62 \pm 0.63	2.31 \pm 1.02
	Altura	1	2.72 \pm 0.43	2.89 \pm 0.17
		2	2.22 \pm 0.30	2.05 \pm 0.34
<i>Roldana angulifolia</i>	Cobertura	1	1.00 \pm 0.43	0.93 \pm 0.32
		2	0.73 \pm 0.38	1.18 \pm 0.55
	Altura	1	2.09 \pm 0.16	1.90 \pm 0.21
		2	2.02 \pm 0.25	1.84 \pm 0.20
<i>Symphoricapus microphyllus</i>	Cobertura	1	0.74 \pm 0.35	1.10 \pm 0.38

		2	1.94 ± 0.49	2.48 ± 0.51
	Altura	1	1.59 ± 0.37	1.53 ± 0.24
		2	2.03 ± 0.18	1.99 ± 0.13
<i>Cestrum thyrsoides</i>	Cobertura	1	0.53 ± 0.14	0.79 ± 0.26
		2	0.28 ± 0.11	0.38 ± 0.14
	Altura	1	1.68 ± 0.23	1.76 ± 0.27
		2	1.16 ± 0.15	1.23 ± 0.18
<i>Solanum cervantesii</i>	Cobertura	1	0.59 ± 0.11	0.74 ± 0.13
		2	0.34 ± 0.11	0.41 ± 0.10
	Altura	1	1.56 ± 0.11	1.62 ± 0.16
		2	1.32 ± 0.19	1.25 ± 0.27

5.5.2 Variables dasométricas

La cobertura, para cada individuo fue calculada con los datos de diámetros registrados en campo. Se asumió que, para cada individuo, la cobertura tiende a presentar una forma elíptica, mediante la siguiente fórmula (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974):

$$C = \pi \left(\frac{D1 + D2}{4} \right)^2$$

Donde: C = Cobertura; $D1$ = diámetro 1; $D2$ = diámetro 2 y $\pi = 3.1416$

5.5.3 Variables abióticas

Se tomaron 3 muestras de 250 g de suelo, en ambos sitios, para ambas temporadas; dichas muestras fueron enviadas y analizadas en el Laboratorio de Fertilidad de Suelos del Colegio de Postgraduados, campus Montecillo (COLPOS). Las propiedades químicas del suelo que se analizaron fueron el pH, mediante la relación de suelo y agua 1:2; conductividad eléctrica en agua (C.E), con la relación 1:5 y un puente de conductividad eléctrica; porcentaje de materia orgánica (M.O.)

mediante una digestión húmeda con determinación del método Walkley-Black (1934). La concentración de fósforo (P) inorgánico disponible se obtuvo por medio de una extracción de NaHCO₃ al 0.5 M (pH 8.5) con determinación colorimétrica, por el método Olsen (Olsen *et al.*, 1954). Así mismo, se determinó el porcentaje de nitrógeno total (N), mediante una digestión húmeda con una mezcla de ácido sulfúrico con destilación Kjeldahl (1883) por arrastre de vapor y titulación con ácido sulfúrico 0.05 N. Se determinó la concentración de potasio (K) con la extracción de NH₄O, con pH 7 por fotometría de llama. Por último, se determinó nitrato (NO₃-) y amonio (NH₄⁺) disponible (NOM-021).

Adicionalmente, se recolectó una muestra compuesta de 200 g de suelo en cada sitio, los cuales se pesaron y secaron, en un horno a 100°C por 48 hrs., para calcular el porcentaje de humedad relativa del suelo. El contenido de humedad del suelo se refiere a la cantidad de agua que puede ser extraída a una temperatura de 100°C, fue calculado mediante el método gravimétrico que consiste en expresar el porcentaje la humedad del suelo, en relación con el peso del suelo húmedo y el peso del suelo seco, y se determinó con la siguiente fórmula (Reynolds,1970):

$$H = \left(\frac{PHum - PSec}{PSec} \right) * 100$$

Dónde: H= humedad del suelo; PHum = peso del suelo húmedo; Psec = peso del suelo seco.

Para el registro de la temperatura se instalaron Hobos Data Loggers, los cuales registraron datos diarios cada hora, desde el mes de agosto (2019) hasta el mes de julio (2020). Para conocer las condiciones de luz en cada sitio, durante los meses de muestreo se tomaron tres fotografías hemisféricas en cada sitio (cámara digital Nikon D80 con lente “ojo de pescado” EX SIGMA4.5 2:28 DCHSM). Estas fotografías fueron tomadas a las 11:00 am, dirigiendo la parte superior del lente hacia el norte.

Para conocer la cantidad de luz, se analizaran las fotografías hemisféricas con el programa Gap Light Analyzer GLA, 2.0 y se determinó la fracción de apertura del dosel (FAD), el porcentaje de transmisión de luz directa (FSD) y el porcentaje de transmisión difusa (FSI), estos dos últimos parámetros representan en porcentaje

la cantidad de luz recibida en moles (Frazer *et al.*, 2000) y permite calcular el factor de sitio global (FSG), que se define como el porcentaje de transmisión de luz total (Canham *et al.*, 1990).

$$FSG = \frac{FSD + FSI}{2}$$

Donde: FSG= factor de sitio global; FSD=porcentaje de luz directa; FSI=porcentaje de luz difusa.

5.6 Colonización micorrízica en raíces

5.6.1 Procesamiento de raíces (Koske y Gemma, 1989)

Las raíces se sometieron a KOH al 10% entre 24 y 48 horas, dependiendo del grosor de las raíces, ya que las raíces gruesas tardaron más en desteñirse, posteriormente se colocaron en agua destilada (H₂O) al 3% por 15 min y finalmente se colocaron en HCl al 10% por 10 min. Una vez desteñidas se colocaron en solución de azul de tripano al 0.05%, por 24 horas. Posteriormente se escurrió el colorante y las raíces fueron colocadas en lactoglicerol hasta su revisión (Ver anexo).

El montaje de raíces se realizó tomando de 20 a 25 fragmentos de raíz de aproximadamente 2 cm de largo, colocándolos de forma paralela a lo ancho del portaobjetos (Figura 5). Se añadieron algunas gotas de PVLG (alcohol polivinílico con lactoglicerol) y se colocó el cubreobjetos, presionando ligeramente sobre cada raíz con la goma de un lápiz, para distender las raíces, evitando la producción de burbujas. Finalmente, cada portaobjetos fue etiquetado con los datos correspondientes (número de individuo, sitio, temporada) y se dejaron secar a temperatura ambiente, teniendo un total de 240 de portaobjetos, 1 por individuo.

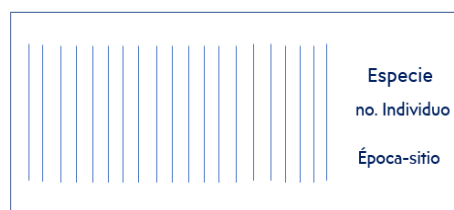


Figura 5. Disposición espacial de las raíces de cada especie de estudio.

5.6.2 Cuantificación de la colonización (McGonigle *et al.*, 1990)

El porcentaje de colonización se obtiene con la proporción de la longitud de la raíz que posee estructuras de HMA; el cual incluye, secciones de raíz con arbusculos, hifas, vesículas, esporas y ovillos.

La determinación del porcentaje de colonización se registró observando las preparaciones con ayuda de un microscopio óptico Nikon ECLIPSE E100 con los objetivos de 20x y 40x, iniciando por un extremo superior de la preparación, del primer segmento de raíz; moviendo la platina, de manera horizontal sobre una línea imaginaria, hacia los segmentos de raíces faltantes; al llegar al último segmento de la raíz del extremo opuesto (del que se comenzó), se repitió el procedimiento cuatro o cinco veces más, obteniendo un total de 100 campos (Figura 6), modificado de McGonigle *et al.* (1990).

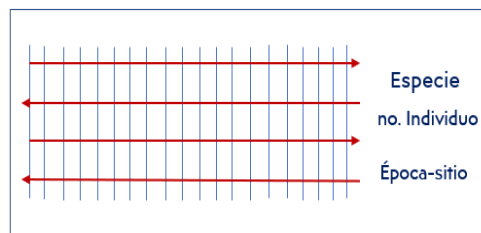


Figura 6. Dirección de los campos observados para la determinación del porcentaje de colonización por HMA de las raíces de las diversas especies de estudio.

Se registraron los campos colonizados por estructuras fúngicas, anotando la presencia o ausencia de dichas estructuras. Posteriormente se determinó el porcentaje de colonización utilizando la siguiente fórmula:

$$\% = \frac{\text{Número de campos con la estructura fúngica}}{\text{Número total de campos observados}} \times 100$$

%= Porcentaje de colonización por estructura fúngica

5.7. Análisis estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron en el programa R ver.4.0.4. La normalidad de los datos se comprobó con una prueba de Shapiro-Wilk ($P > 0.05$) que fue realizada

sobre el porcentaje de colonización de cada estructura fúngica (hifas, esporas, vesículas y arbusculos). Antes de realizar la normalidad de datos, debido a que los valores de los porcentajes de colonización fueron datos acotados, se realizó una transformación de los mismo, mediante la fórmula: $\arcsin \sqrt{x/100}$ (Zar, 1999).

Para el caso de la colonización por esporas los valores presentaron una distribución normal, por lo cual se realizó una prueba de varianza (ANOVA). Mientras que los datos del porcentaje de colonización para la colonización total, por hifas y colonización por arbusculos no cumplieron con el supuesto de normalidad y homogeneidad de varianzas, por lo cual, se hicieron pruebas de Kruskal Wallis para determinar diferencias significativas entre la temporalidad y sitios con el porcentaje de colonización de cada estructura fúngica. Para observar diferencias significativas entre especies para la colonización total y por estructura fúngica (esporas, hifas y arbusculos), se realizó una prueba de U Mann-Whitney. En el caso de la colonización por arbusculos, se observaron diferencias significativas entre especies, por lo cual, se realizó una prueba de post hoc (Tukey).

Para relacionar las variables dasométricas (altura y cobertura) con los porcentajes de colonización total y de cada estructura fúngica, primero se transformaron los datos que se encontraban en metros, mediante $\ln(x)$ (Zar, 1974), obteniendo de esta manera valores no paramétricos, por lo cual posteriormente, se realizaron correlaciones de Spearman ($P < 0.05$). Así mismo, para observar el comportamiento de todas las especies con dichas variables, se realizó un análisis de componentes principales (PCA), con ayuda del programa PC-ORD ver. 7.07.

La relación entre las variables abióticas (edáficas y ambientales) y bióticas (porcentajes de colonización) de manera temporal y espacial fue analizada mediante un análisis de correspondencia canónica (CCA) en el programa PC-ORD ver. 7.07. De igual manera, para observar las medias las variables abióticas y ver diferencias entre temporalidad se utilizó una prueba de *t de Student*.

6. RESULTADOS

6.1 Colonización de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en especies arbustivas

La visualización de las muestras de raíces (n=240), permitió observar diversas estructuras fúngicas presentes, como esporas, hifas y arbusculos (Figura 7) en todas las especies de estudio. Solo una muestra correspondiente a la especie *Cestrum thyrsoides* en la temporada de secas, sitio 2, presentó una vesícula, por lo cual, los valores de colonización por dicha estructura fúngica no fueron tomados en cuenta para los análisis estadísticos. Estableciendo que todas las especies de estudio mostraron un porcentaje de colonización, que varía del 1% hasta el 56%, dicho porcentaje cambió de acuerdo con la especie, temporada y el sitio.

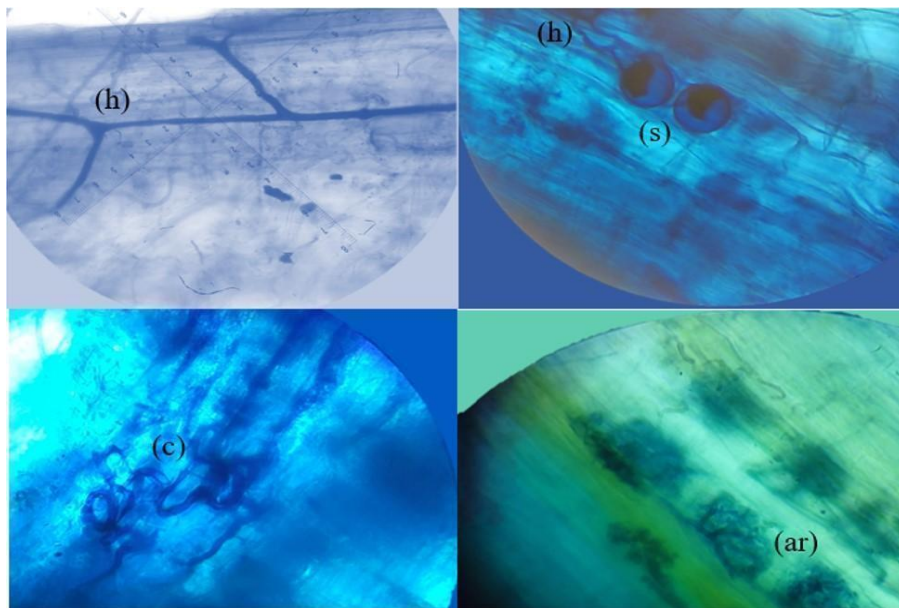


Figura 7. Estructuras fúngicas intrarradicales de HMA observadas en las raíces de las especies de estudio. (ar)=arbusculo;(c)=coils (ovillos);(h)=hifa intracelular;(s)=esporas. Tomadas con un microscopio óptico en un aumento de 40X.

De acuerdo con la prueba Kruskal Wallis el porcentaje de colonización total (CT=porcentaje de colonización de esporas, hifas y arbusculos) no mostró diferencias significativas entre especies ($X^2=4.8461$, $p>0.05$), así mismo, la prueba de U Mann-Withney para sitios tampoco mostró diferencias significativas ($p>0.05$),

es decir, los porcentajes de colonización total no fueron diferentes entre las seis especies ni entre los dos sitios, localizados a diferente altitud. Sin embargo, al realizar la prueba de U Mann-Withney ($p < 0.05$) para la temporalidad, sí se observaron diferencias, siendo la temporada de lluvias ($\bar{X} = 30.77 \pm 7.41\%$) la que presentó un mayor porcentaje de colonización (Figura 8).

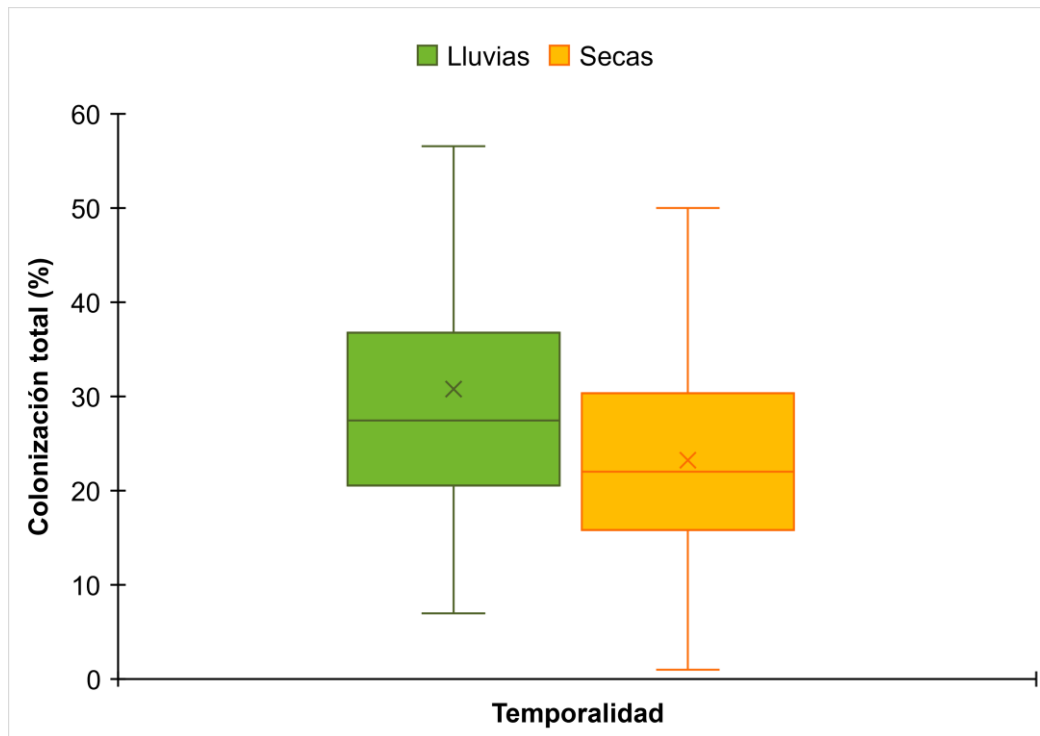


Figura 8. Gráficos de caja y bigote mostrando la temporada lluviosa como la que presentó mayores porcentajes de colonización total, para las 6 especies de estudio en los dos sitios.

La prueba de Kruskal Wallis no mostró diferencias estadísticamente significativas entre las especies para el porcentaje de colonización por hifas ($X^2 = 5.2172$, $p > 0.05$). Mientras que la prueba de U Mann-Whitney sí mostró diferencias significativas ($p > 0.05$), para la temporalidad ($\bar{X} = 27.01 \pm 7.07\%$). En relación con los sitios, no se observaron diferencias significativas para ninguna especie (Figura 9). También es importante mencionar que estos resultados son similares a los obtenidos en el porcentaje de colonización total, debido a que las

mismas especies mostraron diferencias significativas solo durante la temporada lluviosa.

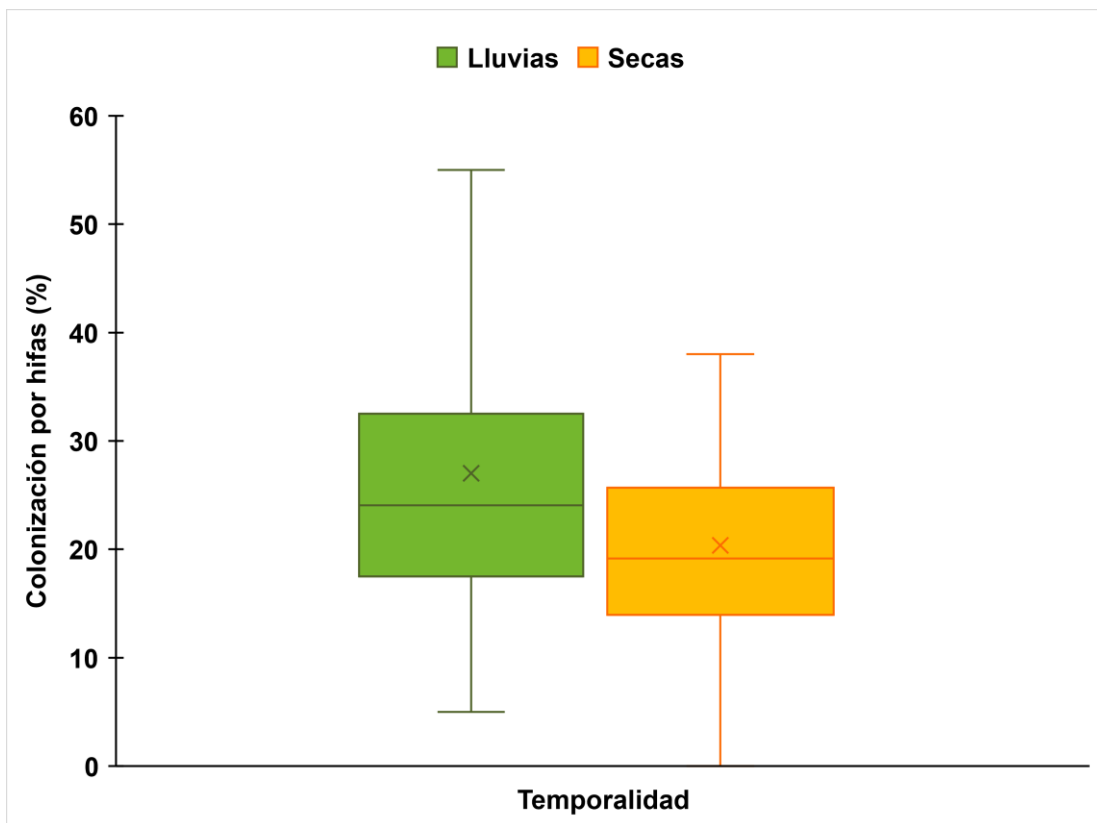


Figura 9. Gráficos de caja y bigote del porcentaje de colonización por hifas, reflejando a la temporada lluviosa como la que presentó mayor porcentaje de colonización por dicha estructura fúngica.

La colonización de esporas de acuerdo con la prueba de varianza ANOVA no mostró diferencias estadísticamente significativas entre especies y sitios, pero si entre temporadas ($F= 2.64$, $p<0.05$), siendo la temporada de lluvias ($\bar{X}=6.22\pm 0.64\%$) la que presentó un mayor porcentaje de colonización por esporas (Figura 10). Estableciendo de esta manera, la existencia de una mayor producción de esporas durante la temporada lluviosa.

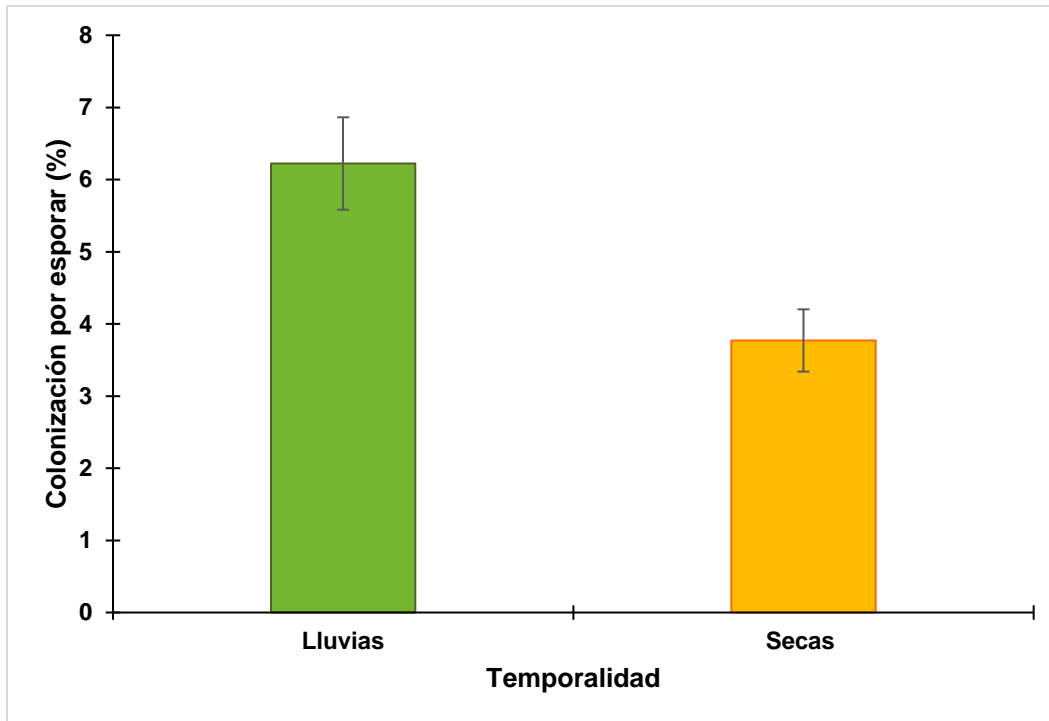


Figura 10. Promedio del porcentaje de colonización de esporas ± 1 E.E., donde se muestran diferencias en la temporalidad, siendo la temporada lluviosa la que presentó un mayor porcentaje por dicha estructura fúngica.

Por último, el porcentaje de colonización por arbusculos (CA) mostró diferencias estadísticas significativas entre especies de acuerdo con la prueba de Kruskal Wallis ($X^2=16.35$, $p<0.05$, Figura 11). Donde *Roldana barba-johannis* ($\bar{X}=1.00\pm 0.21\%$) fue la especie que presentó un mayor porcentaje de colonización por arbusculos. Para el caso de la temporalidad y sitios la prueba de U Mann Withney no mostró diferencias significativas para ninguna de las seis especies arbustivas ($p>0.05$).

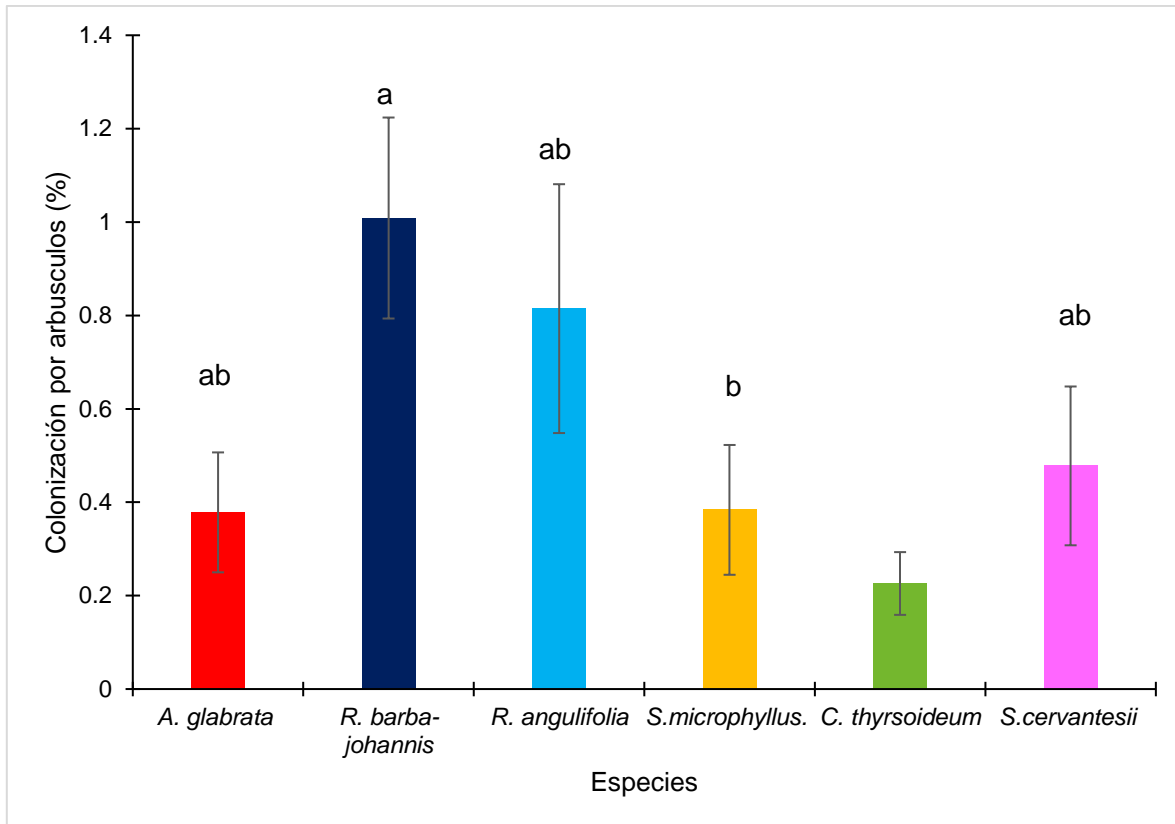


Figura 11. Promedio del porcentaje de colonización de arbusculos \pm 1E.E, en cada especie. Letras distintas indican diferencias significativas $P < 0.05$.

6.2 Correlación de la micorriza arbuscular con variables dasométricas

El coeficiente de correlación de Spearman entre el porcentaje de colonización total de HMA y la cobertura de cada especie no mostró correlaciones estadísticamente significativas ($p > 0.05$).

El análisis de componentes principales (PCA) permitió ver la relación que existe entre las especies con las variables de cobertura, altura y colonización total. El PCA mostró que los primeros tres componentes explicaron el 82.29% de la variación (cuadro 3). El primer eje 1 representó el 49.63%; el segundo eje 2 representó el 20.17% y el tercer eje representó el 12.48%. Así mismo las variables que presentaron valores más altos de correlación fueron cobertura en la época de secas (CbSc, -0.8744), y altura en la época de lluvias (AII, -0.8584) y secas (AISc) (-0.9022).

Cuadro 3. Eigenvalores y porcentajes de variación para los primeros tres ejes para la cobertura, altura y colonización total. En negritas las variables con un valor de correlación >0.70.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Eigenvalores	2.978	1.211	0.749
% de variación	49.63	20.17	12.48
Colonización total en lluvias	-0.2544	0.736	-0.621
Colonización total en secas	0.3111	-0.7171	-0.5955
Cobertura en lluvias	-0.708	-0.3756	-0.086
Cobertura en secas	-0.8744	-0.1033	0.0252
Altura en lluvias	-0.8584	-0.0537	-0.0093
Altura en secas	-0.9022	-0.0088	0.0215

En la Figura 12 se aprecia que existe una separación de especies, mostrando dos grupos, del lado izquierdo individuos de *Ageratina glabrata*, *Roldana barbajohannis* y *Symphoricarpos microphyllus* presentaron una mayor colonización total en lluvias y presentaron una mayor cobertura y altura durante ambas temporadas. Del lado derecho el porcentaje de colonización total en la temporada de secas fueron mayores en *Roldana angulifolia*, *Cestrum thyrsoideum* y *Solanum cervantesii*, estas especies presentaron una menor cobertura y altura en la temporada de secas.

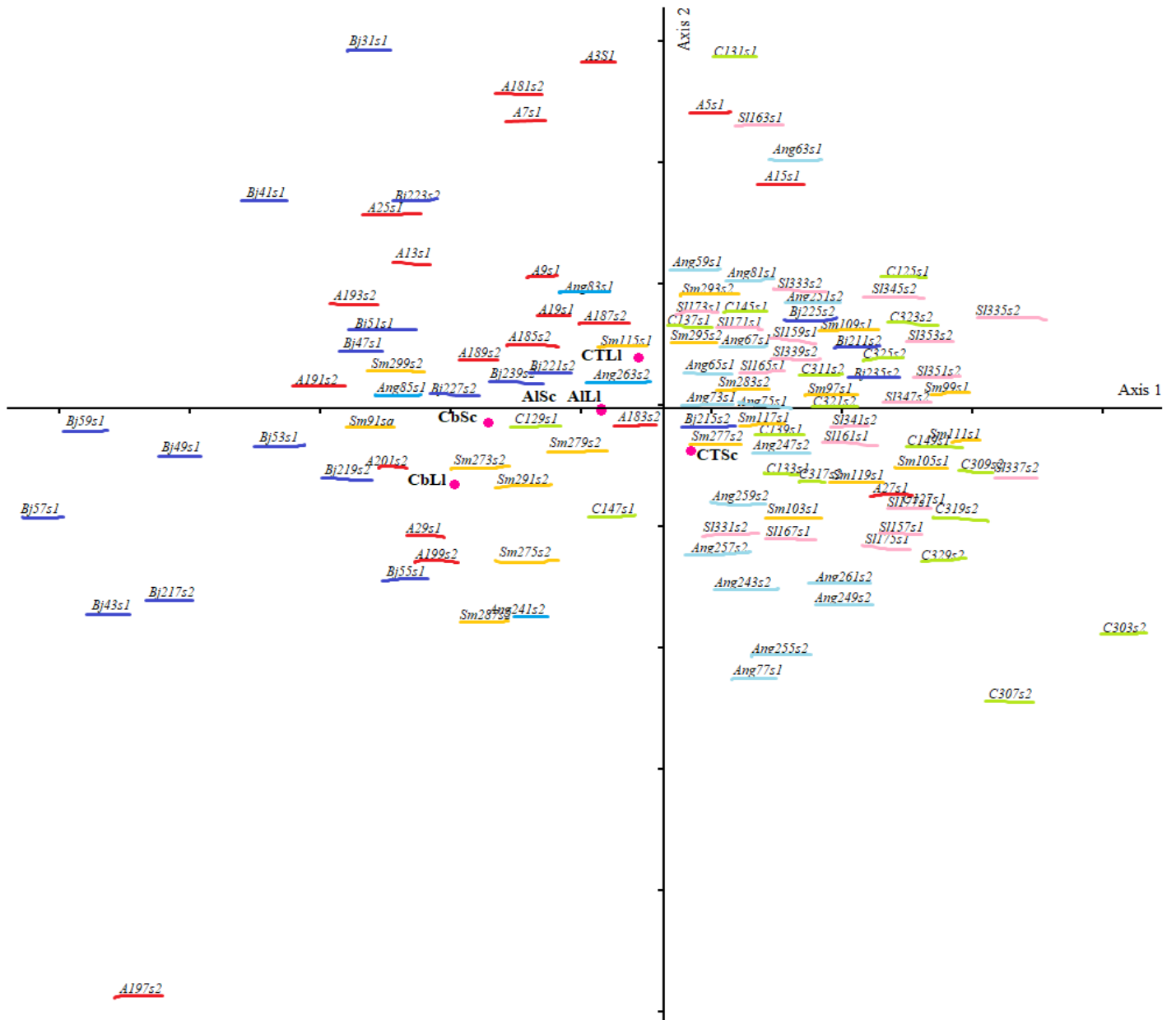


Figura 12. Análisis de componentes principales (PCA) donde se muestran las variables de cobertura, altura y colonización total. CTLI= colonización total en la temporada de lluvias, CTSc=colonización total en la temporada de secas, CbLI= cobertura en la temporada de lluvias, CbSc= cobertura en la temporada de secas, AILI= altura en la temporada de lluvias, AISc= en la temporada de secas. El nombre de los individuos está compuesto por la abreviatura ponderada de la especie A (color rojo) = *Ageratina glabrata*, Bj (color azul fuerte) = *Roldana barba-johannis*, Ang (color azul claro) = *Roldana angulifolia*, Sm (color amarillo) = *Symphoricarpos microphyllus*, C (color verde) = *Cestrum thyrsoideum* y SI (color rosa) = *Solanum cervantesii*, el número de individuo del 1-240, y el sitio = S1 y S2.

6.3 Relación de la colonización por HMA y las variables abióticas

El análisis de correspondencia canónica (CCA) mostró una varianza explicada del eje 1 de 39.2% y para el eje 2 de 22.2%, teniendo un porcentaje acumulado de 61.4% (cuadro 4).

Cuadro 4. Resumen estadístico del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). Valores de correlación para cada variable abiótica.

	Eje 1	Eje 2
Eigenvalores	0.007	0.004
% de varianza explicada	39.2	22.2
% de varianza acumulada	39.2	61.4
Correlación de Pearson	0.789	0.784
pH	0.243	-0.360
CE	-0.206	0.617
MO	0.474	0.245
N	-0.105	0.313
P	0.451	0.404
K	0.477	-0.125
NO3	0.399	0.369
NH4	-0.226	0.001
HRS	0.104	0.452
Dosel	-0.704	-0.208
Luz	-0.526	-0.266

CE=Conductividad eléctrica, MO= Materia orgánica, N=Nitrógeno total, P= Fósforo, K=Potasio, NO3= Nitratos, NH4= Amonio, HRS= Humedad relativa del suelo, Dosel= apertura del dosel y Luz= porcentaje de luz total.

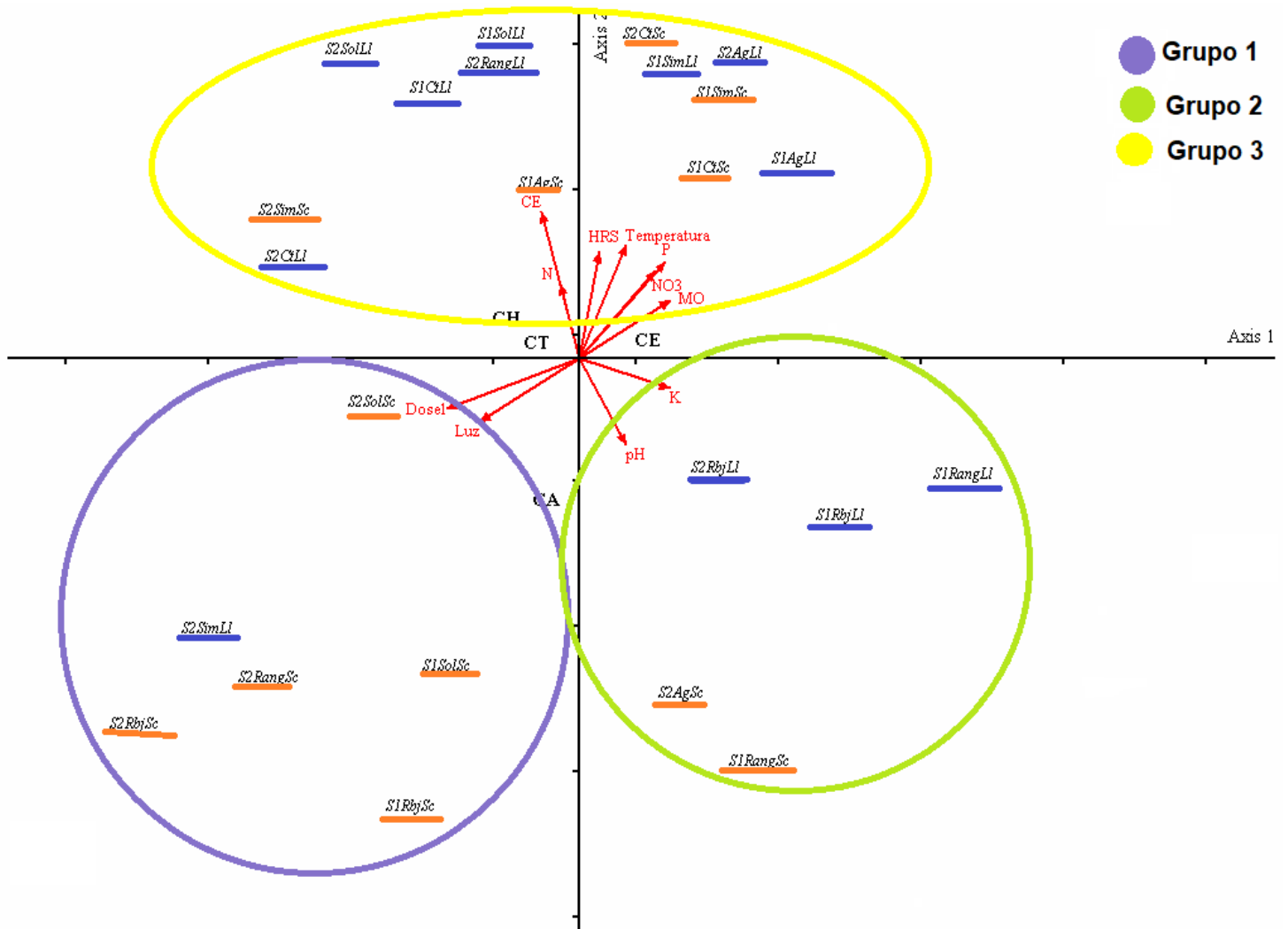


Figura 13. Análisis de correspondencia canónica (CCA), donde se muestran la relación entre los factores bióticos y abióticos. Dentro de las variables bióticas se encuentra la colonización total (CT), es decir, la colonización que incluye a las diversas estructuras fúngicas vistas en las muestras, la colonización de hifas (CH), colonización de esporas (CE) y la colonización por arbusculos (CA). Las variables abióticas se encuentra la humedad relativa del suelo (HRS), temperatura, materia orgánica (MO), potasio disponible (K), fósforo disponible (P), nitratos (NO₃), nitrógeno total (N), pH, conductividad eléctrica (CE), apertura del dosel (Dosel) y el porcentaje de luz total (Luz). En las 6 especies de estudio, durante dos temporadas (lluvias=LI y secas=Sc). El nombre de cada valor está compuesto por la abreviatura ponderada sitio= S1 y S2, la especie Ag = Ageratina glabrata, Rbj = Roldana barba-johannis, Rang = Roldana angulifolia, Sm = Symphoricarpos microphyllus, Ct= Cestrum thyrsoideum y Sol= Solanum cervantesii y temporada= LI y Sc.

Para el CCA se tomaron en cuenta grupos conformados por los individuos de las especies que tienen porcentaje de colonización por arbusculos, esporas, hifas o total. Dichas especies responden a las variables edáficas y ambientales. Teniendo como resultado tres grupos; el primer grupo abarca a las variables ambientales (apertura del dosel y el porcentaje de luz total), para el segundo grupo se tomaron en cuenta las variables edáficas, localizadas en la parte inferior, como pH y potasio; para el tercer grupo se tomaron en cuenta variables, localizadas en la parte superior, pertenecientes a la mayoría de los factores edáficos.

El análisis multivariado mostró que las variables edáficas (conductividad eléctrica, nitrógeno, humedad relativa del suelo, fósforo, materia orgánica, nitratos, pH y potasio) estuvieron mayormente relacionadas a las especies durante la temporada de lluvias, mientras que las variables de apertura del dosel y disponibilidad de luz tuvieron una mayor influencia con especies durante la temporada de secas (Figura 13).

En el grupo 1 se pudo observar las especies que estuvieron influenciadas positivamente por variables ambientales como la apertura del dosel y el porcentaje de luz total, *Roldana barba-johannis* y *Solanum cervantesii* correspondientes a la temporada seca, para ambos sitios, además de *Roldana angulifolia* del sitio 2, temporada seca y *Symphoricarpos microphyllus* sitio 2, en la temporada lluviosa.

En el grupo 2, el pH y K fueron las variables que influenciaron positivamente a las 3 especies de la familia asteraceae. En este grupo se observó que para el caso de *Roldana barba-johannis* durante la temporada de lluvias, la colonización por HMA estuvo influenciada por estas variables edáficas. Mientras que para *Roldana angulifolia* el pH y K, influyó en la colonización del sitio 1, en ambas temporadas. Lo cual difirió de *Ageratina glabrata*, donde se observó que estas variables sólo influenciaron en la colonización del sitio 2, durante la temporada seca.

El grupo 3, fue el grupo que abarcó la mayor parte de las variables edáficas, además de la temperatura, pero también es el grupo donde se encontraron la mayoría de las especies arbustivas de estudio. Por ejemplo, para el caso de la especie *Cestrum thyrsoideum* se observó que estas variables influenciaron en la

colonización por HMA en ambas temporadas y sitios, algo similar ocurrió con *Ageratina glabrata*, solo que estos factores influenciaron durante la temporada lluviosa, para ambos sitios y la temporada seca, del sitio 1. De manera contraria, para *Symphoricarpos microphyllus* se observó que estas variables influyeron en la colonización durante la temporada seca, para ambos sitios y durante la temporada lluviosa, en el sitio 1. Finalmente, para el caso de *Roldana angulifolia* y *Solanum cervantesii* las variables que influyeron solo fueron la conductividad eléctrica y el nitrógeno total, para la colonización por HMA durante la temporada lluviosa.

Los valores de colonización total, por hifas y esporas, son muy similares entre especies, reflejando que se relacionan en mayor medida con las variables edáficas. Mientras que para el caso de la colonización por arbuscúlos se relacionan con variables características de la temporada seca, los cuales son la apertura de dosel y porcentaje de luz total.

Los resultados obtenidos con las pruebas de *t-Student*, mostraron que solo algunas variables abióticas presentaron diferencias en la temporalidad y sitios, como fue el caso del M.O., P, HRS, CE, NO₃⁻ y NH₄⁺, la temperatura, la apertura de dosel y entrada de luz (Cuadro 5). Observando a su vez, que la temporada lluviosa fue la que presentó mayores concentraciones de nutrientes como P, fue el caso de: M.O., HRS, CE, NO₃⁻ y NH₄⁺, y la temperatura (Cuadro 6), es decir la época lluviosa fue el que presento un mayor porcentaje de materia orgánica, mayor humedad y temperatura. Para el caso del P, a pesar de que en lluvias presento una mayor concentración a comparación que la época seca, es importante resaltar que la concentración registrada fue baja, siendo un factor limitante para el bosque de *A. religiosa*. Mientras que la apertura de dosel y el porcentaje de luz total fue mayor en la temporada de secas (cuadro 6).

Cuadro 5. Resultados de la prueba *t-Student* para observar diferencias significativas en la temporalidad. Los valores en negritas muestran diferencias significativas $p < 0.05$.

Diferencias en temporalidad			
Variable	t	df	p-value
Nitrógeno	-0.62	17.017	0.5431
pH	-0.61	20.48	0.5473
Materia orgánica	2.64	20.96	0.01515
Fósforo	3.3	21.96	0.0032
Humedad Relativa del suelo	119.6	61.58	<2.2-16
Temperatura	4.77	8.39	0.0012
Potasio	0.71	19.12	0.4816
Nitratos	2.82	13.16	0.014
Amonio	2.31	18.4	0.032
Conductividad eléctrica	2.45	21.31	0.022
Apertura de dosel	-144.18	13.608	<2.2-16
Porcentaje de luz total	-0.5	15.98	1.395-08

Cuadro 6. Promedios de las variables abióticas presentes en ambas temporadas. Valores en negritas representan la temporada con mayor concentración de dicha variable.

Promedios entre temporadas		
Variable	Lluvias	Secas
pH	5.925	5.95454546
Materia Orgánica (%)	20.15	17.75
Nitrógeno (%)	0.57083333	0.60166667
Fósforo (ppm)	11.75	6.16666667
Humedad Relativa del Suelo (%)	69.1847506	41.8723634
Temperatura (°C)	10.155	7.345
Conductividad eléctrica(mmhos/cm)	0.09083333	0.07
Potasio	0.8175	0.75
Nitratos (ppm)	60.75	43.0833333
Amonio (ppm)	30.1666667	22.6666667
Apertura de Dosel	5.84833333	6.85
Porcentaje de Luz total	9.87	11.515

7. DISCUSIÓN

El porcentaje de colonización micorrícica arbuscular permitió conocer y evaluar la presencia de la asociación en especies de la vegetación secundaria de un bosque templado de la Ciudad de México. Se sabe que la colonización de esporas y raíces están sujetas a la temporalidad, relacionados principalmente con la disponibilidad de agua, nutrientes en el suelo y la fenología del hospedero (Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1999; Lugo et al., 2003; Zangaro *et al.*, 2012). A pesar de que en este trabajo no se contabilizó la riqueza y abundancia de esporas Zangaro *et al.*, (2012), ha reportado que una alta densidad de esporas de HMA se correlaciona positivamente con la colonización intrarradical por HMA, por lo que, los factores que influyen en la esporulación también tienen un efecto en la colonización del hospedero.

La presencia de estructuras fúngicas fue influenciada por la temporalidad, observándose mayores porcentajes de colonización por hifas y esporas durante la temporada lluviosa, resultados que concuerdan con el trabajo de Pérez-Peralta (2013) y Carrillo Aguilar *et.al.*, (2021), quienes encontraron que para especies de sotobosque la colonización intrarradical fue mayor durante dicha temporada. En nuestro estudio se observó que en la temporada lluviosa existió un mayor contenido de agua en el suelo (humedad relativa del suelo) y mayor temperatura, se favoreció la germinación de esporas al igual que un aumento en el micelio intrarradical, esto puede deberse a que existió una mayor actividad metabólica de las plantas al haber un incremento en la disponibilidad de agua y nutrientes, además de asignar una mayor cantidad de fotosintatos al sistema radical (Caballar-Hernández *et al.*, 2013) aumentando así la producción de raíces y por lo tanto la actividad micorrícica arbuscular. Los fragmentos de raíces muertas que estaban previamente colonizadas e hifas deshidratadas presentes durante la temporada seca pudieron responder a las lluvias y colonizar tempranamente a sus hospederos dándole ventajas competitivas (Gavito y Varela, 1993).

El contenido de la materia orgánica (M.O.) en el suelo puede modificar los porcentajes de colonización por HMA. Se ha reportado que existe una correlación

negativa entre el nivel de colonización en raíces y el contenido de materia orgánica (Ryan y Graham,2002). A su vez, Lovelock *et al.* (2003) y Álvarez-Sánchez *et al.* (2017) señalan que sitios con alto contenido de M.O. promueven un mayor crecimiento del sistema radical de las plantas, por lo tanto, los HMA cuentan con una mayor disponibilidad de raíces para colonizar y obtener recursos que promuevan una mayor esporulación. Para nuestro estudio, donde las concentraciones de M.O. fueron altas, las especies que fueron influenciadas en mayor grado por dicha variable fueron especies que presentaron porcentajes mayores de colonización en especial por esporas e hifas. Así mismo, también se ha reportado que algunas especies de HMA (ej. *Acaulospora spp*), se relacionan positivamente en sitios con altos porcentajes de M.O. (Oehl *et al.*, 2004), por lo cual, es importante tomar en cuenta que las características propias de cada especie de hongo también pueden influir en el éxito de su colonización.

La disponibilidad de nutrientes disponibles en el suelo son otro factor que determina la dinámica de la interacción entre los HMA y su hospedero. Johnson (2010) y Smith y Smith (2012), aseguran que el porcentaje de colonización micorrícica arbuscular es mayor cuando el suelo tiene baja fertilidad, ya que la fijación de C es limitada por los nutrientes; a su vez, cuando tanto el hongo como su hospedero no tienen limitación de nutrientes, la colonización por HMA decrece, debido a que su hospedero puede obtener de manera eficiente los nutrientes a través de sus raíces. Cuando los HMA colonizan a la planta, el hongo emite una señal que reconoce el hospedero para que no inicie una reacción de defensa, mientras que la planta libera exudados que estimulan el crecimiento de las hifas en diferentes puntos de control, para que ocurra la colonización fúngica (Gadkar *et al.*, 2001). Esta estimulación es mayor cuando las plantas se encuentran en sitios con deficiencias de P (Maldonado-Mendoza *et al.*, 2001).

En nuestro sitio de estudio, se observó una baja disponibilidad de P, pero no de N, lo cual concuerda con lo reportado por Delgadillo-Duran (2011), el cual demostró que el N no es un nutriente limitante en el bosque de *A. religiosa* pero si el P. En condiciones de deficiencia de P, pero alta disponibilidad de N (obtenido a partir de

otras formas de nitrógeno orgánico como NO_3^- y NH_4^+), la planta invierte una gran cantidad de recursos para poder mantener la asociación con los HMA, aproximadamente entre el 20% y 50% del C fijado por fotosíntesis es trasladado al hongo, haciendo que el intercambio de C por P sea favorable, permitiendo cubrir la demanda de C por parte del hongo (Johnson, 2010) para la formación, mantenimiento y función de estructuras fúngicas, como lo son las estructuras de resistencia (esporas) y el crecimiento de hifas.

Con relación al pH, esta variable tiene un mayor impacto en la movilidad de iones en la disolución del suelo y en su aceptación por plantas y microorganismos del suelo. Un decremento en el pH en la rizosfera de plantas micorrizadas puede ser asociada con que las hifas de HMA prefieren cationes de amonio. Los suelos ácidos crean condiciones desfavorables para el crecimiento de plantas y la actividad de HMA. Para el caso de nuestro trabajo los valores de pH variaron de 5.8 a 6.1 en ambas temporadas, es decir, fueron sitios ligeramente ácidos, para las especies que estuvieron relacionadas con esta variable se puede establecer que el pH fue un factor con impacto positivo en la asociación micorrícica. Lo que concuerda con Panwar y Tarafdar (2006), quienes observaron que el pH del suelo afectó positivamente la densidad de esporas y colonización por HMA, el impacto directo de la reacción del pH en el suelo sobre los HMA se limita a las etapas de esporulación y la germinación de las esporas de HMA en la rizosfera. A su vez, hay que considerar que la respuesta de los HMA al pH del suelo depende principalmente de las especies de los HMA presentes (Entry *et al.* 2002), los cuales se pueden desarrollar en rangos muy amplios de pH.

Para el caso de los arbusculos, interfaz para el intercambio de nutrientes entre el hongo y la planta (Smith y Read. 2008), se encontraron diferencias entre especies, siendo las especies del género *Roldana* (*R. barba-johannis* y *R. angulifolia*) pertenecientes a la familia Asteraceae, las que presentaron un mayor porcentaje de colonización, a su vez, el análisis multivariado (CCA) reflejó que hubo un incremento de colonización por esta estructura durante la temporada seca. Si bien las condiciones edáficas del sitio de estudio influyen en el éxito de colonización por

HMA, las características propias de las especies vegetales también influyen en la colonización por estos hongos, como lo pueden ser su sistema radical o bien su fenología reproductiva (producción de flores y frutos), esta última característica se relaciona directamente con los cambios en la temperatura y precipitación de la temporalidad en los bosques templados (Dose y Menzel, 2006; Bonilla Valencia, 2004).

En los bosques templados se ha reportado que la floración ocurre de manera general en la temporada de lluvias y la fructificación durante la temporada de secas (Cortes-Flores, 2010). Sin embargo, existen especies que fructifican durante la temporada de lluvias, particularmente, las que presentan frutos carnosos (Cornejo-Tenorio e Ibarra-Manríquez, 2007). Por lo cual la asignación de recursos por parte de la planta será diferente de acuerdo con la especie a la que pertenezca. En general, se sabe que las plantas femeninas requieren un alto aporte energético para cumplir su función reproductiva requiriendo una mayor interacción con los HMA, ya que estos hongos facilitan la asimilación de nutrientes del suelo (Vega-Frutis y Guevara, 2009; Vega-Frutis y Guevara 2013).

Aunque en este trabajo no se tomaron en cuenta valores de producción de flores y frutos, el estudio realizado por Franco-Reyes, (2020), sobre la fenología reproductiva de diversas especies del bosque de *A. religiosa*, mostró que principalmente las especies de la familia Asteraceae, en particular la especie *R. barba-johannis*, presentaron floración durante todo el año y fructificación durante la temporada seca, en comparación a las demás especies (*Cestrum thyrsoideum*, *Solanum cervantesii* y *Symphoricarpos microphyllus*), que presentaron mayor floración y fructificación durante la temporada de lluvias. Por lo cual, *R. barba-johannis*, probablemente necesitó de la asociación con HMA para cubrir la demanda energética que conlleva la formación de las estructuras reproductivas, observándose de esta manera una mayor presencia de arbusculos. Sin embargo, para poder afirmar la idea de que el porcentaje de colonización se relaciona con la producción de flores y frutos, es importante que en futuros trabajos se tomen en cuenta valores de la fenología reproductiva del hospedero y así observar

específicamente si cuando las plantas se encuentran en periodo reproductivo presentan un mayor porcentaje de colonización.

Además, el incremento de colonización durante la temporada seca puede deberse a que durante este tiempo las cantidades de agua en el suelo son más bajas en comparación con la temporada lluviosa, por lo cual, las plantas se ven sometidas a un estrés hídrico y a una baja disponibilidad de nutrientes, principalmente de P, que como ya se mencionó, fue un nutriente limitado en el suelo, siendo necesaria la translocación de C al hongo para la producción de dichas estructuras fúngicas (Miller *et al.*, 1995). Así mismo, se observó que las especies que presentaron un mayor porcentaje de colonización por arbuscúlos durante la temporada seca fueron influenciados por el porcentaje de luz disponible.

Una mayor irradiación de luz en el sotobosque actúa como un factor que ocasiona cambios en los porcentajes de colonización. Debido a que durante este tiempo las especies de plantas tienen hojas fotosintéticamente activas por lo que se podría fijar y translocar una mayor cantidad de C para la producción de raíces finas y el mantenimiento de HMA (Birhane *et al.*, 2010). Si bien, una mayor apertura de dosel y entrada de luz permitió un mayor porcentaje de colonización por arbuscúlos para ciertas especies, durante la temporada seca, en relación con la cobertura y altura, esta variable no influyó. Waterton y Cleland (2016), ha reportado que las plantas generalmente asignan más carbono al alargamiento de las hojas que al crecimiento de las raíces en las primeras etapas de su crecimiento lo que sugiere que la colonización de raíces por micorrizas probablemente se rige por el estado fisiológico de la planta. Estableciendo que tal vez, esta relación de colonización total con los valores dasométricos, no depende de los porcentajes de luz disponible, si no por otras variables, como lo pueden ser las características propias del hospedero. Por lo que en nuestro estudio se encontró que las especies que presentaron mayor porcentaje de colonización y mayor cobertura (*Roldana barba-johannis*, *Ageratina glabrata* y *Symphoricarpos microphyllus*) estuvieron presentes durante la temporada con una menor apertura de dosel; mientras que las especies que presentaron un menor porcentaje de colonización por HMA (*Roldana*

angulifolia, *Solanum cervantesii* y *Cestrum thyrsoideum*) y cobertura fueron las que se encontraron en el sitio con una mayor apertura de dosel.

Las características biológicas propias de la planta hospedera influyen en la colonización por HMA (Martínez-García, 2011). Se ha reportado que las especies perennes a menudo muestran una mayor respuesta ante la colonización por HMA, en comparación con las plantas anuales (Alguacil *et al.*, 2011), estas especies perennes, capturan el P de una manera más lenta debido a su tasa a una menor tasa de recambio de raíces (Collier *et al.*, 2003) lo cual puede explicar porque todas las especies de estudio presentaron porcentajes de colonización por HMA. Además, generalmente, las especies arbustivas cuentan con raíces finas, abundantes pelos radiculares y raíces profundas, por ende, una alta demanda de nutrientes permitiendo una capacidad de mayor colonización y esporulación de HMA, es decir, son especies con alta afinidad a este grupo de hongos (Batalha y Mantovani, 2000; Zangano y Rondina, 2016).

De acuerdo con Zangaro *et al.* (2008), reportan que la colonización en las raíces por los HMA está positivamente correlacionada con la longitud de las raíces finas, estableciendo que la morfología de la raíz de la planta hospedera influye en la capacidad de colonización de los HMA. A pesar de que en este estudio no se midieron aspectos específicos de las raíces, morfológicamente se observó que las especies pertenecientes a la familia Asteraceae presentaron raíces más delgadas, desarrolladas a mayor profundidad y con una mayor cantidad de pelos radiculares, en comparación con las especies de la familia Solanaceae y Caprifoliaceae, que presentaron raíces más gruesas y con pocos pelos radiculares. De manera que, las especies que presentaron un mayor porcentaje de colonización, *Ageratina glabrata*, *Roldana barba-johannis* y *Roldana angulifolia*, fueron aquellas que presentaron un sistema radicular abundante, así como una gran cantidad de pelos radiculares. Por lo tanto, para este trabajo se podría decir que la presencia de un mayor número de raíces finas permitió una mayor colonización por HMA. Estableciendo que cada especie presenta una arquitectura distinta, que le permite adquirir nutrientes de diferente manera.

En relación con las vesículas, éstas funcionan como unidades de almacenamiento principalmente de fósforo y lípidos que se pueden trasladar a las células vegetales. La dificultad de la visualización de dichas estructuras se debe principalmente a tres puntos: a) debido a que la concentración de P en el bosque de *Abies religiosa* fue limitada, se sugiere una constante demanda de este nutriente por parte de las plantas, impidiendo de esta manera que se formen estas estructuras de almacenamiento, favoreciendo la presencia de una mayor colonización por otras estructuras fúngicas (hifas, arbuscúlos y esporas) (Guerrero-Mendoza, 2022) b) no todas las plantas llegan a presentar dichas estructuras (Smith y Read, 2008), además, c) es probable que la presencia de estas estructuras sean sensibles a características propias de la planta hospedera y por lo tanto, solo se presenten en ciertos momentos de su ciclo de vida (Biermann y Linderman, 1983). Por lo cual, la observación en muestras de raíces resulta complicada como fue el caso para este trabajo, ya que solo se llegó a observar una vesícula en una muestra de todas las analizadas.

También es importante mencionar que en este trabajo se observó que la altitud no fue un factor importante en las variaciones de porcentajes de colonización para ninguna estructura fúngica, posiblemente debido a que ambos sitios no se encontraban separados a una gran distancia, y por lo tanto los cambios en las condiciones edáficas y ambientales no variaron tanto, como si se hubieran tomado muestras de sitios a altitudes con una mayor distancia de separación.

De manera complementaria y aunque en este trabajo no se tomaron en cuenta datos sobre la pendiente del sitio, es importante mencionar que en sitios planos existe una mayor riqueza de plantas, biomasa aérea, disponibilidad de N y P en el suelo, humedad y pH en comparación con sitios con pendiente. Debido a que la simbiosis entre HMA y la planta hospedera implica un intercambio de C y nutrientes (Hodge *et al.*, 2010), es probable que las plantas dependen de los HMA para obtener nutrientes en el área de pendiente y así poder asignar más C. Es posible que no haya una demanda tan alta en el sitio plano en la etapa temprana de la temporada de crecimiento cuando los nutrientes minerales del suelo están disponibles en

abundancia para las plantas en comparación con el área de pendiente más limitada de nutrientes.

Finalmente, podemos decir que la asociación micorrícica arbuscular puede estar relacionada con los atributos biológicos de las plantas, su contenido de nutrientes en sus raíces finas y condiciones edáficas (Chagnon *et al.*, 2013). En este sentido, Sánchez-Gallen (2011) señala que cada especie fúngica es capaz de soportar las diferencias de variables bióticas y abióticas, lo que le permite persistir ante cambios drásticos. Afirmando que cada especie arbustiva es influenciada de diferente manera por los factores abióticos presentes en el sitio de estudio, por lo cual, no se puede generalizar sobre las variables que influyen en la colonización por HMA en las especies arbustivas de la vegetación secundaria del bosque de *A. religiosa*, ya que cada especie, a pesar de pertenecer a la misma familia, presenta características y requerimientos particulares para llevar a cabo la interacción con los HMA.

8. CONCLUSIONES

Los porcentajes de colonización por estructuras fúngicas, hifas y esporas, además de la colonización total, fueron influenciados por la temporalidad, siendo mayores durante la temporada lluviosa. La colonización por arbusculos, se observaron diferencias entre especies siendo las especies del género *Roldana*, quienes presentaron mayores porcentajes de colonización por dicha estructura fúngica, pero además durante la temporada seca se observó una mayor producción de estas estructuras. Reflejando que, para este trabajo, la temporalidad influyó en mayor grado al éxito de colonización por HMA.

Se encontraron diferentes patrones para cada especie arbustiva donde se relacionaron los valores de cobertura, altura y la colonización total. *Roldana barba-johannis*, *Ageratina glabrata* y *Symphoricarpos microphyllus* fueron las especies que presentaron una mayor cobertura y altura, así como una mayor colonización total en la temporada lluviosa. Mientras que *Roldana angulifolia*, *Solanum cervantesii* y *Cestrum thyrsoideum* fueron las especies con menor cobertura y altura además de una mayor colonización total durante la temporada seca.

El porcentaje de colonización de cada especie arbustiva fue influenciado de diferente manera por los diversos factores abióticos. Observándose que 5 de las 6 especies: *Ageratina glabrata*, *Cestrum thyrsoideum*, *Symphoricarpos microphyllus*, *Roldana barba-johannis* y *Roldana angulifolia*, fueron influenciadas por las variables edáficas tomadas (HRS, P, M.O, CE, N, K, pH, NO₃), además de la temperatura. Mientras que para el caso de *Solanum cervantesii*, fue la especie que estuvo mayormente influenciada por la apertura de dosel y el porcentaje de luz total.

Es posible que las características propias del sitio de estudio (edáficas) sean factores importantes que influyen en el éxito y porcentaje de colonización por HMA, pero también hay que considerar que las características propias de cada especie hospedera influyen en éxito de colonización.

RECOMENDACIONES

Para poder relacionar de mejor manera el porcentaje de colonización con las variables edáficas, se deben de tomar en cuenta más variables físicas como la pendiente del sitio, ya que en sitios planos existe una mayor riqueza de plantas, biomasa aérea, disponibilidad de N y P en el suelo, humedad y pH en comparación con sitios con pendiente.

O bien la densidad aparente, debido a que cambios en estas características del suelo del sitio, influyen en la concentración de nutrientes y cantidad de agua disponible.

Así mismo, para tener mayores cambios en las condiciones edáficas y climáticas de los sitios se recomienda que estos sean contrastantes, es decir, que la altitud más baja y alta están separadas por una mayor distancia.

Se quiere comparar de manera homogénea las variables propias de los individuos de las especies de estudio, se recomienda que se analicen características similares, como el sistema radicular, ya que refleja el potencial que tienen las plantas para la adquisición de recursos del suelo y la capacidad de proliferación de raíces o bien la fenología reproductiva de las especies, para

observar si cuando las plantas presentan un mayor porcentaje de colonización, es cuando requieren un mayor costo energético.

9. REFERENCIAS:

- Abbott, L. K., y Robson, A. D. (1991). Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agriculture, ecosystems & environment*, 35(2-3), 121-150.
- Alguacil, M. M., Torres, M. P., Torrecillas, E., Díaz, G., y Roldán, A. (2011). Plant type differently promote the arbuscular mycorrhizal fungi biodiversity in the rhizosphere after revegetation of a degraded, semiarid land. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(1), 167-173.
- Almeida-Leñero, L., Nava, M., Ramos, A., Espinosa, M., de Jesús Ordoñez, M., y Jujnovsky, J. (2007). Servicios ecosistémicos en la cuenca del río Magdalena, Distrito Federal, México. *Gaceta ecológica*, (84-85), 53-64.
- Álvarez-Sánchez, J. F. (2009). Ecología de micorrizas arbusculares y restauración de ecosistemas. *DF México: Facultad de Ciencias, UNAM*, 361.
- Álvarez-Sánchez, J., Sánchez-Gallen, I., Hernández Cuevas, L., Hernández-Oro, L., y Meli, P. (2017). Diversidad, abundancia y variación estacional en la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en la selva Lacandona, Chiapas, México. *Revista mexicana de micología*, 45, 37-51.
- Bartels, S. F., y Chen, H. Y. H. (2010). Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity?. *Ecology*, 91(7), 1931-1938.
- Batalha, M. A., y Mantovani, W. (2000). Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia*, 60(1), 129-145.
- Bever, J. D., Schultz, P. A., Pringle, A., y Morton, J. B. (2001). Arbuscular mycorrhizal fungi: more diverse than meets the eye, and the ecological tale of why: the high diversity of ecologically distinct species of arbuscular mycorrhizal fungi within a single community has broad implications for plant ecology. *Bioscience*, 51(11), 923-931.
- Biermann, B., y Linderman, R. G. (1983). Use of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots, intraradical vesicles and extraradical vesicles as inoculum. *New Phytologist*, 95(1), 97-105.

- Birhane, E., Kuyper, T. W., Sterck, F. J., y Bongers, F. (2010). Arbuscular mycorrhizal associations in *Boswellia papyrifera* (frankincense-tree) dominated dry deciduous woodlands of Northern Ethiopia. *Forest ecology and management*, 260(12), 2160-2169.
- Boeraeve, M., Honnay, O., y Jacquemyn, H. (2019). Local abiotic conditions are more important than landscape context for structuring arbuscular mycorrhizal fungal communities in the roots of a forest herb. *Oecologia*, 190(1), 149-157.
- Bonfante, P., Balestrini, R., y MEND GEN, K. U. R. T. (1994). Storage and secretion processes in the spore of *Gigaspora margarita* Becker & Hall as revealed by high-pressure freezing and freeze substitution. *New phytologist*, 128(1), 93-101.
- Bonilla Valencia, Leticia (2004). Fenología reproductiva de *Sambucus nigra* L, en la cuenca del río Magdalena D.F. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Bonilla Valencia, Leticia (2021). El efecto del disturbio antropogénico sobre la integridad funcional de un bosque templado de México: una evaluación a través de indicadores. UNAM. México.
- Bowler, D. E., Buyung-Ali, L. M., Healey, J. R., Jones, J. P., Knight, T. M., y Pullin, A. S. (2012). Does community forest management provide global environmental benefits and improve local welfare?. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(1), 29-36.
- Brundrett, M. C. (2002). Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytologist*, 154(2), 275–304. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00397.x>
- Brundrett, M. C., y Ashwath, N. (2013). Glomeromycotan mycorrhizal fungi from tropical Australia III. Measuring diversity in natural and disturbed habitats. *Plant and Soil*, 370(1), 419-433.
- Brundrett, M. C., y Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220(4), 1108-1115.
- Bücking, H., Mensah, J. A., y Fellbaum, C. R. (2016). Common mycorrhizal networks and their effect on the bargaining power of the fungal partner in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Communicative & integrative biology*, 9(1), e1107684.
- Caballar-Hernández S. (2009). Variación temporal de la diversidad de hongos de micorriza arbuscular y el potencial micorrízico en especies silvestres de *Agave* en Oaxaca. Tesis

de maestría en ciencias. Centro interdisciplinarios de investigaciones para el desarrollo integral regional UNIDAD-Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Oaxaca.

- Camargo-Ricalde, S. L., y Esperón-Rodríguez, M. (2005). Efecto de la heterogeneidad espacial y estacional del suelo sobre la abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en el valle semiárido de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Revista de Biología Tropical*, 53(3-4), 339-352.
- Cantoral, E., Almeida, L., Cifuentes, J., León, L., Martínez, A., y Nieto, A. (2009). La biodiversidad de una cuenca en la ciudad de México. *Ciencias*, 94(094).
- Carrillo Aguilar, D. G., Hernández Ortega, H. A., Franco Ramírez, A., Vallejo Jiménez, B., Guzmán González, S., Manzo Sánchez, G., y Sánchez Rangel, J. C. (2021). Influencia de las propiedades edáficas en la abundancia de esporas y colonización de hongos micorrízicos arbusculares en banano en dos temporadas del año. *Scientia fungorum*, 51.
- Cázares, E., y Trappe, J. M. (1993). Vesicular endophytes in roots of the Pinaceae. *Mycorrhiza*, 2(4), 153-156.
- Chagnon, P. L., Bradley, R. L., Maherali, H., y Klironomos, J. N. (2013). A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends in plant science*, 18(9), 484-491.
- Chaudhary, V. B., Lau, M. K., y Johnson, N. C. (2008). Macroecology of microbes–biogeography of the Glomeromycota. In *Mycorrhiza*. Springer, Berlin, Heidelberg. P- 529-563
- Chimal-Sánchez, E., García-Sánchez, R., y Hernández-Cuevas, L. V. (2015). Gran riqueza de hongos micorrizógenos arbusculares en el Valle del Mezquital, Hidalgo, México. *Revista mexicana de micología*, 41, 14-26.
- Collier, S. C., Yarnes, C. T., y Herman, R. P. (2003). Mycorrhizal dependency of Chihuahuan Desert plants is influenced by life history strategy and root morphology. *Journal of Arid Environments*, 55(2), 223-229.
- Cornejo-Tenorio, G., y Ibarra-Manríquez, G. (2007). Plant reproductive phenology in a temperate forest of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Interciencia*, 32(7), 445-452.
- Cortés-Flores J. (2010). Fenología reproductiva y síndromes de dispersión en la flora de un bosque templado de Michoacán, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. Michoacán, Morelia, 78p.

- Das, A., & Varma, A. (2009). Symbiosis: the art of living. In *Symbiotic Fungi*. Springer, Berlin, Heidelberg. 1-28.
- Davison J, Öpik M, Daniell TJ, Moora M, Zobel M (2011). Arbuscular mycorrhizal fungal communities in plant roots are not random assemblages. *FEMS Microbiol Ecol* 78:103–115
- Delgadillo-Duran E. (2011). Productividad primaria neta de los bosques templados de la cuenca del río Magdalena. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- DeLuca T, Zackrisson O, Nilsson M, Sellstedt A (2002) Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature* 419:917–920
- Díaz, J. M., Oliveira, R. S., Franco, A. R., Ritz, K., y Nunan, N. (2010). Assessment of mycorrhizal colonisation and soil nutrients in unmanaged fire-impacted soils from two target restoration sites. *Spanish Journal of Agricultural Research*, (1), 86-95.
- Dickie, I. A., Martínez-García, L. B., Koele, N., Grelet, G. A., Tylianakis, J. M., Peltzer, D. A., y Richardson, S. J. (2013). Mycorrhizas and mycorrhizal fungal communities throughout ecosystem development. *Plant and Soil*, 367(1-2), 11-39.
- Dose, V., y Menzel, A. (2006). Bayesian correlation between temperature and blossom onset data. *Global Change Biology*, 12(8), 1451-1459.
- Dumbrell A.J., Ashton P.D., Aziz N., Feng G., Nelson M., Dytham C., Fitter A.H., and Helgason T. 2011. Distinct seasonal assemblages of arbuscular mycorrhizal fungi revealed by massively parallel pyrosequencing. *New Phytol.* 190(3): 794–804.
- Entry, J. A., Rygielwicz, P. T., Watrud, L. S., y Donnelly, P. K. (2002). Influence of adverse soil conditions on the formation and function of arbuscular mycorrhizas. *Advances in Environmental Research*, 7(1), 123-138.
- Erb, M., Meldau, S., y Howe, G. A. (2012). Role of phytohormones in insect-specific plant reactions. *Trends in plant science*, 17(5), 250-259.
- Fischer, C. R., Janos, D. P., Perry, D. A., Linderman, R. G., y Sollins, P. (1994). Mycorrhiza inoculum potentials in tropical secondary succession. *Biotropica*, 369-377.

- Franco Reyes K.B. (2020). Fenología reproductiva de la comunidad de encino en la Cuenca del Río Magdalena, Ciudad de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de México, Ciudad de México.
- Gadkar, V., David-Schwartz, R., Kunik, T., y Kapulnik, Y. (2001). Arbuscular mycorrhizal fungal colonization. Factors involved in host recognition. *Plant physiology*, 127(4), 1493-1499.
- García de León, D., Moora, M., Öpik, M., Neuenkamp, L., Gerz, M., Jairus, T., ... y Zobel, M. (2016). Symbiont dynamics during ecosystem succession: co-occurring plant and arbuscular mycorrhizal fungal communities. *FEMS Microbiology Ecology*, 92(7), fiw097.
- Gavito, M. E., y Varela, L. (1993). Seasonal dynamics of mycorrhizal associations in maize fields under low input agriculture. *Agriculture, ecosystems & environment*, 45(3-4), 275-282.
- Gerdemann, J. W., y Nicolson, T. H. (1963). Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Transactions of the British Mycological society*, 46(2), 235-244.
- Gilliam, F. S. (2007). The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 57(10), 845-858.
- Giovannetti, M. A. N. U. E. L. A. (2008). Structure, extent and functional significance of belowground arbuscular mycorrhizal networks. In *Mycorrhiza* (pp. 59-72). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Guadarrama, P., y Álvarez-Sánchez, F. J. (1999). Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza*, 8(5), 267-270.
- Guadarrama, P., Castillo, S., Ramos-Zapata, J. A., Hernández-Cuevas, L. V., y Camargo-Ricalde, S. L. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungal communities in changing environments: The effects of seasonality and anthropogenic disturbance in a seasonal dry forest. *Pedobiología*, 57(2), 87-95.
- Guadarrama, P., Sánchez-Gallén, I., Álvarez-Sánchez, J., y Ramos-Zapata, J. (2004). Hongos y plantas, beneficios a diferentes escalas en micorrizas arbusculares. *Ciencias*, 73, 38-45.
- Guerrero Forero, E. (1996). *Micorrizas, recurso biológico del suelo*. Fondo FEN Colombia, Bogotá (Colombia).

- Harner, M. J., Mummey, D. L., Stanford, J. A., y Rillig, M. C. (2010). Arbuscular mycorrhizal fungi enhance spotted knapweed growth across a riparian chronosequence. *Biological Invasions*, 12(6), 1481-1490.
- Hart, M. M., Reader, R. J., y Klironomos, J. N. (2001). Life-history strategies of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to their successional dynamics. *Mycologia*, 93(6), 1186-1194.
- Hayman D.S., Johnson A.M. y Ruddlesdin I. (1975). The influence of phosphate and crop species on *Endogone* spores and vesicular-arbuscular mycorrhizal under field conditions. *Plant and soil*, 43:489-495.
- Hayman, D. S. 1970. *Endogone* spore numbers in soil and vesicular-arbuscular mycorrhiza in wheat as influenced by season and soil treatment. *Transactions of the British Mycological Society* 54: 53– 63.
- Hempel, S., Götzenberger, L., Kühn, I., Michalski, S.G., Rillig, M.C., Zobel, M. and Moora, M. (2013), Mycorrhizas in the Central European flora: relationships with plant life history traits and ecology. *Ecology*, 94: 1389-1399.
- Hernández-Cuevas L., Castillo A.S., Guadarrama C.P., Martínez O.Y., Romero R.M.A., Sánchez G.I. (2003). Hongos micorrizógenos arbusculares del Pedregal de San Ángel. 1 edición. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Hoeksema, J. D., Chaudhary, V. B., Gehring, C. A., Johnson, N. C., Karst, J., Koide, R. T., ... y Wilson, G. W. (2010). A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. *Ecology letters*, 13(3), 394-407.
- Högberg, M. N., Bååth, E., Nordgren, A., Arnebrant, K., y Högberg, P. (2003). Contrasting effects of nitrogen availability on plant carbon supply to mycorrhizal fungi and saprotrophs—a hypothesis based on field observations in boreal forest. *New Phytologist*, 160(1), 225-238.
- INEGI. *Carta de Uso del Suelo y Vegetación Serie VI (2014), escala 1:250 000*. INEGI. México. 2017.
- Jiménez Martínez, A., Gutiérrez Castorena, M., Gutiérrez Castorena, E. V., Alarcón, A., Gavito Pardo, M. E., y Montaña Árias, N. M. (2019). El papel de los hongos en la conservación de Andosols: estudio de caso en Tlaxcala, México. *Terra Latinoamericana*, 37(2), 93-103.

- Jing, X., Sanders, N. J., Shi, Y., Chu, H., Classen, A. T., Zhao, K., ... y He, J. S. (2015). The links between ecosystem multifunctionality and above-and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nature communications*, 6(1), 1-8.
- Johnson, N. C. (2010). Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist*, 185(3), 631-647.
- Johnson, N. C., Wilson, G. W., Bowker, M. A., Wilson, J. A., y Miller, R. M. (2010). Resource limitation is a driver of local adaptation in mycorrhizal symbioses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(5), 2093-2098.
- Johnson, N. C., Wilson, G. W., Wilson, J. A., Miller, R. M., y Bowker, M. A. (2015). Mycorrhizal phenotypes and the Law of the Minimum. *New Phytologist*, 205(4), 1473-1484.
- Johnson, N. C., Zak, D. R., Tilman, D., y Pfleger, F. L. (1991). Dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizae during old field succession. *Oecologia*, 86(3), 349-358.
- Jones, M. D., y Smith, S. E. (2004). Exploring functional definitions of mycorrhizas: are mycorrhizas always mutualisms?. *Canadian Journal of Botany*, 82(8), 1089-1109.
- Kjeldahl, C. (1883). A new method for the determination of nitrogen in organic matter. *Z Anal Chem*, 22, 366.
- Klironomos J.N. (2002). Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* 417:67-70.
- Koske, R. E., y Gemma, J. N. (1989). A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. *Mycological research*, 92(4), 486.
- Liu, A., Wang, B., y Hamel, C. (2004). Arbuscular mycorrhiza colonization and development at suboptimal root zone temperature. *Mycorrhiza*, 14(2), 93-101.
- Liu, G., Liu, R. L., Zhang, W. G., Yang, Y. B., Bi, X. Q., Li, M. Z., ... y Zhu, Z. H. (2021). Arbuscular mycorrhizal colonization rate of an exotic plant, *Galinsoga quadriradiata*, in mountain ranges changes with altitude. *Mycorrhiza*, 31(2), 161-171.
- Lovelock, C. E., Andersen, K., & Morton, J. B. (2003). Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment. *Oecologia*, 135(2), 268-279.

- Lovera, M., y Cuenca, G. (1991). El papel de las micorrizas vesículo-arbusculares (MVA) en la recuperación de zonas perturbadas de la Gran Sabana (Edo. Bolívar, Venezuela). The role of vesicular-arbuscular Mycorrhiza in the restoration of disturbed areas in Gran Sabana (Bolivar, Venezuela). In *1. Congreso Venezolano de Ecología. Caracas (Venezuela). 15-17 Abr 1991.*
- Lugo, M. A., González Maza, M. E., y Cabello, M. N. (2003). Arbuscular mycorrhizal fungi in a mountain grassland II: Seasonal variation of colonization studied, along with its relation to grazing and metabolic host type. *Mycologia*, *95*(3), 407-415.
- Maldonado-Mendoza, I. E., Dewbre, G. R., y Harrison, M. J. (2001). A phosphate transporter gene from the extra-radical mycelium of an arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* is regulated in response to phosphate in the environment. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, *14*(10), 1140-1148.
- Mangan, S. A., & Adler, G. H. (2000). Consumption of arbuscular mycorrhizal fungi by terrestrial and arboreal small mammals in a Panamanian cloud forest. *Journal of Mammalogy*, *81*(2), 563-570.
- Martínez-Camacho, Y. D., Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y., y Sánchez-Coronado, M. E. (2018). Ecofisiología de la germinación de *Acaena elongata* (Rosaceae), una especie indicadora de perturbación de un bosque templado, al sur de la Ciudad de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, *89*(3), 806-814.
- Martínez-García, L. B. (2011). Micorrizas arbusculares en ecosistemas semiáridos. Respuesta a factores de estrés ambiental. *Revista Ecosistemas*, *20*(2-3).
- Martínez-Orea Y. (2020). Fisiología ecológica de la germinación de especies comunes de la vegetación secundaria en bosques templados de la cuenca de México. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Ciudad de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias.
- Massenssini, A. M., Bonduki, V. H. A., Melo, C. A. D., Tótola, M. R., Ferreira, F. A., y Costa, M. D. (2014). Soil microorganisms and their role in the interactions between weeds and crops. *Planta Daninha*, *32*, 873-884.
- McGonigle, T. P., Miller, M. H., Evans, D. G., Fairchild, G. L., y Swan, J. A. (1990). A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular—arbuscular mycorrhizal fungi. *New phytologist*, *115*(3), 495-501.

- Mejía Canales, A., Franco-Maass, S., Endara Agramont, A. R., y Ávila Akerberg, V. (2018). Caracterización del sotobosque en bosques densos de pino y oyamel en el Nevado de Toluca, México. *Madera y bosques*, 24(3).
- Menzel, A., Hempel, S., Manceur, A. M., Götzenberger, L., Moora, M., Rillig, M. C., Zobel, M., y Kühn, I. (2016). Distribution patterns of arbuscular mycorrhizal and non-mycorrhizal plant species in Germany. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 21, 78–88.
- Merryweather, J., y Fitter, A. (1998). The arbuscular mycorrhizal fungi of Hyacinthoides non-scripta I. Diversity of fungal taxa. *The New Phytologist*, 138(1), 117-129.
- Miller, R. M., & Jastrow, J. D. (2000). Mycorrhizal fungi influence soil structure. In *Arbuscular mycorrhizas: physiology and function* (pp. 3-18). Springer, Dordrecht.
- Moora, M. (2014). Mycorrhizal traits and plant communities: Perspectives for integration. *Journal of Vegetation Science*, 25(5), 1126–1132.
- Morell, F., Hernández, A., Borges, Y., y Marentes, F. L. (2009). La actividad de los hongos micorrízicos arbusculares en la estructura del suelo. *Cultivos Tropicales*, 30(4), 00-00.
- Moreno-Unda A.A. (2008). Abundancia y diversidad de los hongos micorrizogenos arbusculares en la cuenca del río Magdalena. Cd. Mx., México (Tesis).
- Morriën, E., Hannula, S. E., Snoek, L. B., Helmsing, N. R., Zweepers, H., De Hollander, M., ... y Van Der Putten, W. H. (2017). Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses. *Nature communications*, 8(1), 1-10.
- Muller, R. N. (2003). Nutrient relations of the herbaceous layer in deciduous forest ecosystems. *the herbaceous layer in forests of eastern North America*. Oxford University Press, New York, 15-37.
- Núñez-Castillo, O., y Alvarez-Sánchez, F. J. (2003). Arbuscular mycorrhizae of the palm *Astrocaryum mexicanum* in disturbed and undisturbed stands of a Mexican tropical forest. *Mycorrhiza*, 13(5), 271-276.
- Oehl, F., Sieverding, E., Mäder, P., Dubois, D., Ineichen, K., Boller, T., y Wiemken, A. (2004). Impact of long-term conventional and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia*, 138(4), 574-583.

- Olivera-Morales, D., Castillo-Argüero, S., Guadarrama, P., Ramos-Zapata, J., Álvarez-Sánchez, J., y Hernández-Cuevas, L. (2011). Establecimiento de plántulas de *Quercus rugosa* Née inoculadas con hongos micorrizógenos arbusculares en un bosque templado de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (89), 115-121.
- Olsen, S. R. (1954). *Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate* (No. 939). US Department of Agriculture.
- O'Neill, E. G., O'Neill, R. V., y Norby, R. J. (1991). Hierarchy theory as a guide to mycorrhizal research on large-scale problems. *Environmental Pollution*, 73(3-4), 271-284.
- Öpik, M., Moora, M., Liira, J., y Zobel, M. (2006). Composition of root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal communities in different ecosystems around the globe. *Journal of Ecology*, 94(4), 778-790.
- Öpik, M., Moora, M., Zobel, M., Saks, Ü., Wheatley, R., Wright, F., y Daniell, T. (2008). High diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a boreal herb-rich coniferous forest. *New Phytologist*, 179(3), 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02515.x>
- Panwar, J., y Tarafdar, J. C. (2006). Arbuscular mycorrhizal fungal dynamics under *Mitragyna parvifolia* (Roxb.) Korth. in Thar Desert. *Applied Soil Ecology*, 34(2-3), 200-208.
- Pérez-Peralta, P. 2013. Diversidad de hongos micorrizicos arbusculares en un gradiente altitudinal en el parque Nacional Izta-Popo. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, México, D.F.
- Pimienta-Barrios, Eulogio, Zañudo-Hernández, Julia, y López-Alcocer, Eduardo. (2009). Efecto de las micorrizas arbusculares en el crecimiento, fotosíntesis y anatomía foliar de plantas jóvenes de *Agave tequilana*. *Acta botánica mexicana*, (89), 63-78.
- Pringle, A., y Bever, J. D. (2002). Divergent phenologies may facilitate the coexistence of arbuscular mycorrhizal fungi in a North Carolina grassland. *American Journal of Botany*, 89(9), 1439-1446.
- Ragupathy, S., y Mahadevan, A. (1993). Distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizae in the plants and rhizosphere soils of the tropical plains, Tamil Nadu, India. *Mycorrhiza*, 3(3), 123-136.

- Ramírez-Contreras, A., y Rodríguez-Trejo, D. A. (2009). Plantas nodriza en la reforestación con *Pinus hartwegii* Lindl. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente*, 15(1), 43-48.
- Redhead, J. F. (1977). Endotrophic mycorrhizas in Nigeria: species of the Endogonaceae and their distribution. *Transactions of the British Mycological Society*, 69(2), 275-280.
- Requena, N., Perez-Solis, E., Azcón-Aguilar, C., Jeffries, P., y Barea, J. M. (2001). Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of desertified ecosystems. *Applied and environmental microbiology*, 67(2), 495-498.
- Rožek, K., Rola, K., Błaszowski, J., Leski, T., y Zubek, S. (2020). How do monocultures of fourteen forest tree species affect arbuscular mycorrhizal fungi abundance and species richness and composition in soil?. *Forest Ecology and Management*, 465, 118091.
- Ruppert, C., y Antinori, A. (2008). Mexican and German Communal Forestry: An Accountability Framework for Comparing Governance. In *Governing Shared Resources: Connecting Local Experience to Global Challenges, 12th Biennial Conference of the International Association for the Study of the Commons. Cheltenham, Inglaterra*.
- Ryan, M. H., y Graham, J. H. (2002). Is there a role for arbuscular mycorrhizal fungi in production agriculture?. *Plant and soil*, 244(1), 263-271.
- Rzedowski, G. C. de, J. Rzedowski y colaboradores, (2005). Flora fanerogámica del Valle de México. 2a. ed., 1a reimp., Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro (Michoacán), 1406 pp.
- Sánchez, O. Vega, E., Peters E., y Monroy-Vilchis O.(2003). Conservación de ecosistemas templados de montaña en México. *Instituto Nacional de Ecología*.
- Sanchez-Gallen, I. (2011). Análisis de la comunidad de plántulas, en relación con la de hongos micorrizogenos arbusculares en fragmentos de vegetación remanente de una selva húmeda. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, UNAM, D.F., México.
- Santibañez-Andrade, G. (2009). Composición y estructura de bosque de *Abies religiosa* en función de la heterogeneidad ambiental y determinación de su grado de conservación en la cuenca del Río Magdalena, México, DF Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. México DF, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias.

- Santos, E. A. D., Ferreira, L. R., Costa, M. D., Silva, M. D. C. S. D., Reis, M. R. D., y França, A. C. (2013). Occurrence of symbiotic fungi and rhizospheric phosphate solubilization in weeds. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 35, 49-55.
- Sarukhán, J., Koleff, P., Carabias, J., Soberón, J., Dirzo, R., Llorente-Bousquets, J., ... y Anta, S. (2009). *Capital natural de México, Síntesis: Conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad*.
- Schüßler, A., Schwarzott, D., y Walker, C. (2001). A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological research*, 105(12), 1413-1421.
- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (2002). NOM-021-SEMARNAT-2000. <https://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/libros2009/DO2280n.pdf>
- Sharma, I. P., y Sharma, A. K. (2017). Co-inoculation of tomato with an arbuscular mycorrhizal fungus improves plant immunity and reduces root-knot nematode infection. *Rhizosphere*, 4, 25-28.
- Smith S.E. y Read D.(2008). Mycorrhizal symbiosis. 3ª edición. Academic Press. Elsevier. Nueva York. 787-788pp.
- Smith, S. E., y Smith, F. A. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual review of plant biology*, 62, 227-250.
- Smith, S. E., Smith, F. A., y Jakobsen, I. (2003). Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant physiology*, 133(1), 16-20.
- Sun, D., Yang, X., Wang, Y., Fan, Y., Ding, P., Song, X. E., ... y Yang, X. (2022). Stronger mutualistic interactions with arbuscular mycorrhizal fungi help Asteraceae invaders outcompete the phylogenetically related natives. *New Phytologist*.
- Sun, X., Gao, C., y Guo, L. D. (2013). Changes in arbuscular mycorrhizal fungus community along an exotic plant *Eupatorium adenophorum* invasion in a Chinese secondary forest. *Journal of Microbiology*, 51(3), 295-300.
- Treseder, K. K. (2004). A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New phytologist*, 164(2), 347-355.

- Uibopuu, A., Moora, M., Öpik, M., y Zobel, M. (2012). Temperate forest understorey species performance is altered by local arbuscular mycorrhizal fungal communities from stands of different successional stages. *Plant and Soil*, 356(1), 331-339.
- Valencia-A, S. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Botanical sciences*, (75), 33-53.
- Van Der Heijden, M. G., y Horton, T. R. (2009). Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems. *Journal of Ecology*, 97(6), 1139-1150.
- Vázquez-Santos, Y. (2016). Los hongos micorrizógenos arbusculares en la fenología reproductiva de *Acaena elongata* L. del bosque de *Abies religiosa* en la cuenca del Río Magdalena, Cd. Mx., México (Tesis). Vázquez-Santos, Y., Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y., Sánchez-Gallen, I., Vega-Frutis, R., Camargo-Ricalde, S. L., & Hernández-Cuevas, L. V. (2019). The reproductive phenology of *Acaena elongata* and its relation with arbuscular mycorrhizal fungi. *Symbiosis*, 129-140. Vol. 78 No. 2
- Vega-Frutis, R., y Guevara, R. (2009). Different arbuscular mycorrhizal interactions in male and female plants of wild *Carica papaya* L. *Plant and Soil*, 322(1), 165-176.
- Vega-Frutis, R., y Guevara, R. (2013). Greater mycorrhizal colonization of unisexual morphs than of hermaphroditic morphs of *Jacaratia mexicana* during flowering and fruiting in central Mexico. *Symbiosis*, 59(3), 173-181.
- Villaseñor J.L y Magaña P. (2006). Plantas introducidas en México. *Ciencias*. 82: 38-40.
- Walkley, A., y Black, I. A. (1934). An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter, and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil science*, 37(1), 29-38.
- Wang, B., y Qiu, Y. L. (2006). Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, 16(5), 299-363.
- Waterton, J., y Cleland, E. E. (2016). Trade-off between early emergence and herbivore susceptibility mediates exotic success in an experimental California plant community. *Ecology and evolution*, 6(24), 8942-8953.
- Willis, A., Rodrigues, B. F., y Harris, P. J. (2013). The ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 32(1), 1-20.

- Zamora-Crescencio, Pedro, Domínguez-Carrasco, María del Rosario, Villegas, Pascale, Gutiérrez-Báez, Celso, Manzanero-Acevedo, Luis Ariel, Ortega-Haas, Juan José, Hernández-Mundo, Saraí, Puc-Garrido, Elda Celedonia, & Puch-Chávez, Rosalía. (2011). Floristic composition and structure of the secondary vegetation in northern Campeche, Mexico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (89), 27-35.
- Zangaro, W., y Rondina, A. B. L. (2016). Arbuscular mycorrhizas in different successional stages in some Brazilian ecosystems. In *Recent Advances on Mycorrhizal Fungi* (pp. 47-62). Springer, Cham.
- Zangaro, W., de Assis, R. L., Rostirola, L. V., de Souza, P. B., Gonçalves, M. C., Andrade, G., y Nogueira, M. A. (2008). Changes in arbuscular mycorrhizal associations and fine root traits in sites under different plant successional phases in southern Brazil. *Mycorrhiza*, 19(1), 37-45.
- Zangaro, W., Rostirola, L. V., de Souza, P. B., de Almeida Alves, R., Lescano, L. E. A. M., Rondina, A. B. L., ... y Carrenho, R. (2013). Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in southern Brazil. *Mycorrhiza*, 23(3), 221-233.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Englewood Cliffs, NJ, EEUU. 620 pp.

ANEXO

Técnica de tinción de raíces (método modificado de Koske y Gemma,1989)

1. Las raíces colectadas fueron lavadas con agua corriente para posteriormente colocarlas en rejillas de plástico y guardarlas en frascos de vidrio de boca ancha.
2. Se cubrieron las rejillas de plástico con hidróxido de potasio (KOH) al 10%, dejándolas reposar hasta que las raíces tuvieran una consistencia blanda, tardándose entre 24 a 48 horas. Pasado dicho tiempo, se retiró el KOH y las rejillas fueron enjuagadas con agua corriente, posteriormente durante 15 minutos se colocaron en agua destilada (H_2O_2) al 3%.
3. Después se agregó ácido clorhídrico (HCl) al 10%, y se calentó por 10 minutos en una parrilla eléctrica, para traslucir las raíces con intensa coloración, pasado el tiempo se retiró el HCl.
4. Posteriormente, a las raíces (sin lavar) se les añadió solución de azul de tripano al 0.05%*, dejándolas reposar por 24 horas a temperatura ambiente, retirando la solución una vez pasado el tiempo. Los residuos de la solución se guardaron en un frasco de vidrio.
5. Finalmente, las raíces teñidas se guardaron en lactoglicerol, a temperatura ambiente en frascos hasta su montaje.

*La solución de azul de tripano presento las proporciones 1:2:1 de agua, glicerina y ácido láctico, junto a 0.05g de azul de tripano.