



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**LA COMUNIDAD DE HONGOS MICORRIZÓGENOS
ARBUSCULARES Y LA REGENERACIÓN NATURAL DE LA
SELVA ALTA PERENNIFOLIA DE LOS TUXTLAS,
VERACRUZ, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

KARLA AURORA DEL VALLE GARCÍA



DIRECTORA DE TESIS:
DRA. IRENE SÁNCHEZ GALLEN

2023

Ciudad Universitaria, Cd. Mx.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos de la alumna

Del Valle
García
Karla Aurora
7297567214
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
314047913

2. Datos de la tutora

Doctora
Irene
Sánchez
Gallen

3. Datos del sinodal 1

Doctor
Roberto
Garibay
Orijel

4. Datos del sinodal 2

Doctora
Rosalba
García
Sánchez

5. Datos del sinodal 3

Maestra en Ciencias
Aurora
Saucedo
García

6. Datos del sinodal 4

Doctor
Francisco Javier
Álvarez
Sánchez

7. Datos del trabajo

La comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares y la dinámica de claros de la selva alta perennifolia de los Tuxtlas, Veracruz, México
91 pp.
2023

AGRADECIMIENTOS

ACADÉMICOS

El financiamiento para esta investigación y la terminación de mis estudios provino del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) del proyecto titulado Estudio de la comunidad microbiana en una cronosecuencia dentro del bosque tropical perennifolio (IN-232320).

Esta tesis se realizó en el Laboratorio de Ecología del Suelo, Facultad de Ciencias, de la Universidad Nacional Autónoma de México. Agradezco a cada uno de los profesores de este taller: al Dr. Javier Álvarez Sánchez, a la Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán y al M. en C. Juan Carlos Peña Becerril, quienes me proporcionaron el espacio y las herramientas necesarias para poder desarrollar esta tesis.

Agradezco a la Dra. Irene Sánchez Gallen, mi tutora, por su dirección y apoyo en la realización de este trabajo. Además de por su comprensión y paciencia a mis constantes mensajes y dudas.

Agradezco a aquellas personas que colaboraron en el muestreo en campo: a Praxedis Sinaca Colín, Arturo Sinaca, Isaac Acevedo, Manuel Casariego, Irene Sánchez Gallen; así como, a América Baleón Sepulveda, quien además me proporcionó los datos físicos y químicos del suelo de claros y selvas.

También quisiera agradecer a los miembros del jurado que se dieron el tiempo de poder leer y revisar este trabajo para poder enriquecerlo: al Dr. Roberto Garibay Orijel, la Dra. Rosalva García Sánchez, la M. en C. Aurora Saucedo García y el Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez.

Por último, agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias, por darme el espacio y la oportunidad para formarme como Bióloga.

PERSONALES

Agradezco a la Biología, por ser la profesión más entretenida y bonita del mundo. Ojalá más personas pudieran apreciar lo importante que eres.

A mi mamá por el apoyo económico mientras realizaba esta tesis y por darme la idea de estudiar una carrera científica.

A mi papá por el apoyo moral y permitirme hacer de manera improvisada parte del análisis de laboratorio en su casa durante la pandemia.

A Diana, por ir al laboratorio a ayudarme a procesar mis muestras durante todas las vacaciones navideñas, por las canciones cantadas y las risas cuando ya estábamos muy cansadas de acomodar raíces. Por todas las videollamadas durante y después de la pandemia para escribir nuestras respectivas tesis.

A Daniela, porque me hizo sentir acompañada durante el proceso de realización de la tesis, al estar pasando por el mismo proceso bajo circunstancias similares.

A mis perritas, Nemi, Nube, Tlahuilli y Pakki, por su existencia peluda que me acompañó mientras realizaba el escrito.

A la sertralina y atomoxetina, por regular la química en mi cerebro para poder continuar con este trabajo.

A Robert, por cambiar mi perspectiva, me ayudaste a dejar de ser tan exigente y perfeccionista con este trabajo. Y por abrirme las puertas de tu hogar en Inglaterra y Rumania durante 3 meses mientras terminaba las correcciones.

Dedico esta investigación a todos los amigos que he ido haciendo durante la carrera: a Diana, Adela, Pris, Mitzi, Vane, Miguel, Cesar, Rosario.

También dedico este trabajo a mis amigos Eve, Miguel, Wero y Jorge. El tiempo pasa muy rápido y estoy muy orgullosa de vernos crecer.

A mis abuelos por cuidarme, criarme y hacerme la humana que soy.

Y por último, a cada átomo del universo.

ÍNDICE

RESUMEN	7
INTRODUCCIÓN	8
Disturbios en la selva alta perennifolia	8
Disturbios	8
Impactos de los disturbios en los ecosistemas	8
Selva alta perennifolia	9
Claros	10
Dinámica de claros y regeneración natural	11
Formación del claro	12
La regeneración natural	13
Sucesión ecológica	14
Cierre del dosel y clausura del claro	16
El suelo y los hongos micorrizógenos arbusculares	17
El suelo	17
Micorrizas	18
Los hongos micorrizógenos arbusculares	18
Funciones de los HMA	19
Absorción	19
Estructura del suelo	20
Resistencia a estresores biológicos	21
Estructuras de los HMA	21
Micelio extrarradical	21
Colonización intrarradical	22
Formación de la asociación micorrízica arbuscular	23
Precolonización	23
Colonización	24
Tipos de colonización	25

ANTECEDENTES	26
Respuesta de los hongos micorrizógenos arbusculares a los factores ambientales	26
Estacionalidad	28
Respuesta de los hongos micorrizógenos arbusculares a los disturbios	30
HMA y su capacidad de regeneración natural	30
HMA a través de la sucesión ecológica	31
El suelo en la dinámica de claros	32
Los HMA en la dinámica de claros	32
OBJETIVOS	33
HIPÓTESIS	34
MÉTODO	35
Sitio de estudio	35
Ubicación geográfica	35
Suelo	36
Clima	36
Vegetación	36
Muestreo	38
Análisis de muestras	40
Longitud de micelio extrarradical (ME)	40
Porcentaje de colonización intrarradical (CI)	40
Propiedades físicas y químicas del suelo	41
Análisis estadístico	42
Longitud de micelio extrarradical (ME)	42
Porcentaje de colonización intrarradical (CI)	43
Propiedades físicas y químicas del suelo y propiedades de los claros	43
RESULTADOS	44
Longitud de micelio extrarradical	44
Porcentaje de colonización intrarradical	45
Colonización intrarradical total	45

Colonización intrarradical por estructuras	46
Relación entre variables bióticas y abióticas	50
Longitud de micelio extrarradical	50
Porcentaje de colonización intrarradical	51
Análisis Multivariado	53
DISCUSIÓN	58
Respuesta de los hongos micorrizógenos arbusculares a la regeneración natural de claros en la selva	58
Factores que afectan la respuesta de los hongos micorrizógenos arbusculares a la regeneración natural de claros en la selva	61
CONCLUSIONES	65
REFERENCIAS	66
ANEXOS	88

RESUMEN

Los claros son disturbios que inician el proceso de regeneración natural debido a que modifican las condiciones microambientales y, por lo tanto, afectan a la comunidad de plantas. A su vez, también pueden modificar las propiedades del suelo; dentro del suelo habita una enorme diversidad de organismos, como los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA); evaluar sus respuestas ante dichos cambios microambientales es fundamental para entender de manera más integral lo que ocurre con la regeneración de las selvas altas perennifolias. Derivado de lo anterior, el objetivo fue analizar la respuesta funcional de los HMA, evaluada a través de su porcentaje de colonización intrarradical y longitud de micelio extrarradical, en etapas iniciales de regeneración natural y determinar qué parámetros físicos y químicos del suelo pueden estar relacionados con ellas. Se espera que ambas características disminuyan en claros recientes y vayan aumentando conforme avanza la regeneración natural, debido a la disminución de la humedad, el aumento de la temperatura y la liberación de los nutrientes disponibles como P y N, que son provocados tras la apertura del claro. Este estudio se realizó en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz, México, donde se tomaron muestras de suelo de claros de diferentes edades que fueron agrupados en tres categorías: C1 (los más recientes), C2 (intermedios) y C3 (más desarrollados), y además se muestrearon cinco sitios de selva que se usaron como referencia. Del suelo muestreado se extrajo el micelio extrarradical y se cuantificó su longitud. Además, se tomaron las raíces, las cuales se tiñeron, para posteriormente estimar el porcentaje de colonización intrarradical total y por estructuras. A través de una prueba estadística de Kruskal-Wallis se evaluaron las diferencias de las variables de respuesta entre ambientes; y se relacionaron con las características del suelo y los claros con una regresión lineal. No se encontraron diferencias significativas en ninguna de las variables de respuestas. Los resultados nos indican que el impacto del disturbio no afectó las características del suelo y por lo tanto no se observó un cambio en la respuesta por parte los hongos micorrizógenos arbusculares ante la formación de los claros o que las características funcionales de los HMA presentan una fuerte resiliencia ante el impacto aéreo de estos disturbios. Con el porcentaje de colonización intrarradical se relacionaron de manera directa y significativa con el pH y el PO_4 ; mientras que la longitud del micelio extrarradical se relacionó de manera directa y significativa con el porcentaje de materia orgánica en el suelo.

INTRODUCCIÓN

DISTURBIOS EN LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA

Disturbios

Un disturbio es una fluctuación ambiental o un evento destructivo relativamente discreto en el tiempo y en el espacio, que puede ocurrir en cualquier tipo de ecosistema, afectando la estructura en sus diferentes niveles tróficos al interferir con la disponibilidad del sustrato y cambiar los recursos (White y Pickett, 1985). Estos disturbios pueden causar perturbaciones en los ecosistemas, como cambios en la composición de especies, la estructura del hábitat y la disponibilidad de recursos. Por lo tanto, los disturbios se diferencian de las perturbaciones, ya que los primeros son las causas y los segundos son el efecto sobre el ecosistema (White y Pickett, 1985).

Los cambios en un ecosistema, después de que ocurre un disturbio, dependen de la disponibilidad de propágulos regenerativos (Guadarrama *et al.*, 1998), del ambiente biótico (como la presencia de depredadores, patógenos y parásitos; o de la movilidad de los organismos afectados), de las condiciones abióticas del sitio y en especial de las características del disturbio (Grubb, 1985; Pickett *et al.*, 1987). De acuerdo con White y Pickett (1985), algunas de las medidas para caracterizar un disturbio son:

- **Origen:** un disturbio puede tener una causa antropogénica o una causa natural.
- **Área o extensión.** Área afectada.
- **Frecuencia:** Número promedio de eventos por período de tiempo.
- **Intervalo de retorno:** Tiempo promedio entre disturbios.
- **Magnitud:** Dentro de esta característica tenemos dos variables: la intensidad, o fuerza física del evento por área por tiempo; y la severidad, que es el impacto del disturbio en el organismo, la comunidad o el ecosistema.

Impactos de los disturbios en los ecosistemas

Los disturbios marcan la dinámica de muchos ecosistemas. Son considerados una fuente importante de variación, tanto espacial como temporal, que afecta tanto las características abióticas como bióticas del sitio donde ocurren (Sousa, 1984).

Los disturbios ocasionan una reducción en la densidad de las poblaciones dominantes y aumentan la disponibilidad de los recursos (Chesson y Casse, 1986), lo que

brinda oportunidades para que las especies no dominantes se establezcan o desarrollen (Goldsmith, 1998). Así, uno de los principales impactos de los disturbios es la reducción de la competencia entre especies ecológicamente equivalentes (Huston, 1979).

Connell y Slatyer (1977) sostienen que los disturbios son tan comunes que aún no se ha demostrado que exista alguna comunidad que haya alcanzado un estado de equilibrio estacionario. Por lo tanto, el hecho de que los disturbios provoquen cambios ambientales que generan nuevas condiciones para el establecimiento de distintas especies, permite visualizar y entender en mayor medida la dinámica de los ecosistemas (Bormann y Likens, 1979).

Selva alta perennifolia

La selva alta perennifolia (SAP) es uno de los ecosistemas más diversos en el planeta. Concentra alrededor del 50 al 80 % de todas las especies de organismos que habitan en el planeta, aun cuando este ecosistema ocupa solo el 7% de la superficie terrestre (Goldsmith, 1998; Wright, 2005). Además de diversas, las SAPs son complejas, se pueden dividir en diferentes estratos que reciben diferentes cantidades de luz y agua y presentan variaciones en la temperatura y la humedad, lo que da lugar a diferentes tipos de vegetación (Ibarra y Sinaca, 1997). De acuerdo con Denslow (1987) estos estratos son: el estrato emergente, el dosel, el sotobosque y el suelo.

Por lo tanto, en este ecosistema la distribución de las especies de plantas se relaciona con los niveles de tolerancia a la luz debido a su variación debido a la cobertura del dosel (Goldsmith, 1998). Basado en lo anterior, Whitmore (1996) clasificó a las especies vegetales en dos grupos: las especies tolerantes a la sombra, que se establecen principalmente en el sotobosque y el suelo de la selva; y las especies demandantes de luz, que conforman principalmente el dosel de la selva.

En condiciones estables y sin disturbios, las especies demandantes de luz deberían eventualmente desaparecer de la SAP, ya que éstas no se podrían desarrollar adecuadamente bajo condiciones continuas de sombra, por lo tanto, el bosque debería estar compuesto sólo por especies tolerantes a la sombra (Yamamoto, 2000). Sin embargo, existen diversos disturbios que modifican continuamente las condiciones de las selvas.

Claros

En la SAP continuamente ocurre la caída de árboles del dosel que forman huecos verticales denominados claros (Whitmore, 1978; Martínez-Ramos, 1985). La formación de claros genera un gradiente de condiciones microambientales que permite la liberación de recursos dentro de éste. Una apertura en el dosel es uno de los principales disturbios naturales que ocurren en la selva y permite que tanto especies tolerantes a la sombra, como especies demandantes de luz, se puedan establecer y mantener viables sus poblaciones coexistiendo en un espacio y tiempo dados (Denslow, 1987).

Por lo anterior, se puede decir que la formación de claros es una fuente importante de heterogeneidad ambiental a nivel temporal y espacial (Arriaga, 1994) que provee una variedad de sitios de regeneración vegetal (Brokaw, 1985), enlazando los requerimientos de especies ecológicamente distintas (Pickett, 1983). Es a través de este disturbio que la estructura y la composición de la comunidad vegetal en las selvas se renueva (Brokaw, 1987; Martínez-Ramos *et al.*, 1988). Se ha argumentado que este proceso posiblemente contribuye a la alta diversidad de estos ecosistemas (Orians, 1982; Brokaw, 1987).

La apertura de claros es tan fundamental que en muchos bosques, no sólo las SAPs, la mayoría de las especies del dosel dependen de los claros para alcanzar la madurez (Hartshorn, 1980), puesto que el bajo nivel de recursos lumínicos disponibles limita el desarrollo de las plántulas y los árboles jóvenes (Popma y Bongers, 1988). Hartshorn (1980) reportó que el 75% de los árboles en la estación biológica La Selva, en Costa Rica, son dependientes de la apertura de claros para la germinación de sus semillas o para su crecimiento. Esto se ha registrado de manera similar en selvas en el oeste de África (Jos, 1956), en Malasia (Wong y Whitmore, 1970) y en Queensland, Australia (Webb, 1977).

DINÁMICA DE CLAROS Y REGENERACIÓN NATURAL

Después de la formación de un claro en las SAP se observa un reemplazamiento de especies vegetales en tres fases (Figura 1) (Watt, 1947; Whitmore, 1984):

- la fase de apertura, donde ocurre el disturbio causado por la muerte y/o caída de un árbol maduro, o por la caída de ramas
- la fase de construcción, es decir, el establecimiento de la vegetación joven que reemplaza a aquella que pereció en ese sitio
- la fase de madurez, donde algunas de las especies arbóreas que son capaces de alcanzar el dosel superior, lo alcanzan.

Estas fases ocurren de manera consecutiva después de que acontece un disturbio, proceso denominado "dinámica de claros" (van der Maarel, 1988; Barnes *et al.*, 1998), "complejo de regeneración" (Watt, 1947) o "ciclo de crecimiento forestal" (Whitmore, 1975). Este fenómeno ocurre continuamente en la SAP, permitiendo que las comunidades de plantas se renueven en lapsos de entre 50 a 400 años (Clark, 1990; Hubbell y Foster, 1990).

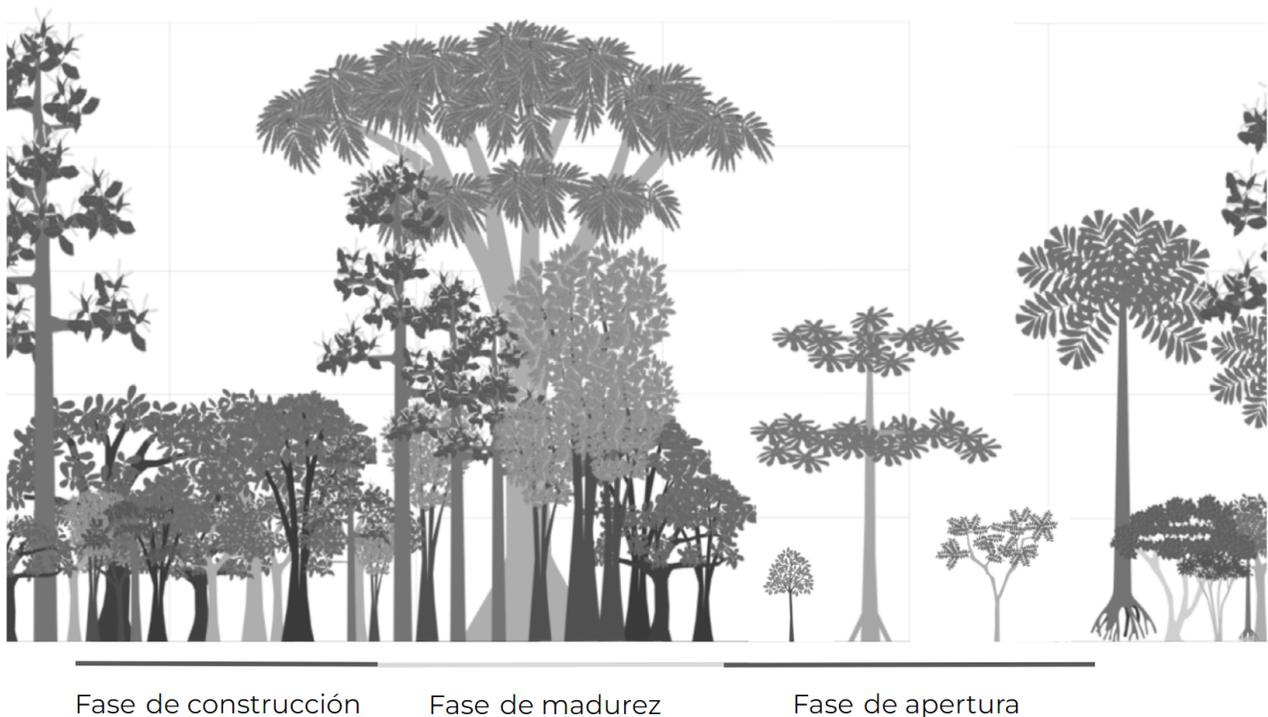


Figura 1. Diagrama que representa las tres fases del reemplazamiento de especies vegetales tras la apertura del dosel en la selva alta perennifolia: Fase de apertura, Fase de construcción y Fase de madurez (Modificado de Cárdenas-Torres, 2014)

Formación del claro

La formación de claros inicia con la caída de uno o varios árboles debido a la lluvia o el viento en claros grandes. Sin embargo, en el caso de los claros más chicos, su formación ocurre por la caída de ramas grandes o lianas, o por la desintegración gradual de árboles viejos que se mantienen en pie (Brokaw, 1985; Yamamoto, 2000).

Los claros que se forman presentan condiciones climáticas distintas a la matriz que los rodea (Fetcher *et al.*, 1985; Gálhidy *et al.*, 2005; Pang *et al.*, 2016), influyendo sobre el establecimiento de las especies vegetales que se encuentran en dichos microambientes (Bazzaz, 1984), incrementando la germinación de semillas y las tasas de crecimiento de hierbas y especies leñosas demandantes de luz (Goldblum, 1997).

El efecto inmediato tras la apertura de un claro es el aumento en la duración e intensidad de la luz solar en los estratos inferiores (Chazdon y Fetcher, 1984). Antes del disturbio, llega poca radiación a estos estratos, ya que la luz no penetra tanto a través de las muchas capas de follaje que conforman el dosel (Richards, 1983). Además del aumento en la intensidad de la luz solar, se ha observado un aumento en el cociente de rojo/rojo lejano de la luz que llega al sotobosque y al suelo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994).

Otros cambios microambientales que ocurren tras la apertura del dosel son el aumento de la temperatura ambiental en el sotobosque y en el suelo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1985), una disminución de la humedad ambiental y un aumento en la evaporación (Denslow y Spies, 1990). Por otro lado, los cambios que se han observado a nivel del suelo son el aumento en las concentraciones y disponibilidad de nutrientes (Vitousek y Denslow, 1986), así como en la tasa de descomposición (Fetcher *et al.*, 1985).

El impacto en el microclima y los cambios en la vegetación tras la apertura de un claro son determinados por muchos factores como el tamaño y forma del claro, pendiente y orientación del sitio en donde se encuentra el claro, la altura del dosel en la selva madura y las características de la vegetación caída, así como de la sobreviviente (Whitmore, 1975; Brokaw, 1985). Todos estos factores son denominados "regímenes del claro" (Yamamoto, 1998).

Los cambios en las condiciones bióticas y abióticas pueden depender del tamaño del claro (Kwit y Platt, 2003), mientras algunos claros llegan a ocupar un área menor o

igual a 50 m², otros pueden extenderse en áreas mayores a 100 m² (Brokaw y Sheiner, 1989). Entre más grande sea el claro, mayor es la cantidad de radiación solar que puede llegar al suelo de la selva (Barton *et al.*, 1989) lo que afecta la velocidad a la que se establece la nueva vegetación. Por ejemplo, se ha reportado que los claros grandes permiten a los árboles demandantes de luz alcanzar sus etapas reproductivas y completar su ciclo de vida en tiempos menores a cinco años, mientras que en los claros chicos las plántulas demandantes de luz se mantienen por un largo tiempo sin alcanzar sus etapas reproductivas, por la baja incidencia de luz, lo que se traduce en una predominancia de las especies tolerantes a la sombra al momento de cerrarse el dosel (Brokaw y Sheiner, 1989; Yamamoto, 2000).

No todos los claros tienen un microclima uniforme a lo largo de toda su área (Brown, 1993), en los claros grandes suele formarse una zonificación del centro del claro hacia la periferia de este (Poulson y Platt, 1989; Gray y Spies, 1996) en donde se pueden observar gradientes de luz (Ricard y Messier, 1996) o gradientes en la humedad del suelo (Schumann *et al.*, 2003).

La tasa promedio de formación de claros en las SAPs varía de 0.5 a 2.0% (área/año) (Runkle, 1985). Son principalmente formados por la caída de ramas y fragmentos que por la caída de árboles completos. Ejemplo de ello, es la SAP de Los Tuxtlas, México, donde se forma al menos un claro menor de 50 m² hectárea⁻¹ año⁻¹ mientras que los claros más grandes (mayores a 300 m²) se forman cada quince años aproximadamente (Martínez-Ramos, 2017).

Otro régimen que puede influir en el microclima y la composición vegetal final, es el modo de muerte (o lesión) de los árboles del dosel que conforman el claro. El árbol puede quedar muerto en pie, tener el tronco roto o puede quedar desarraigado por completo. En el caso de un árbol desarraigado puede aumentar la cantidad de materia orgánica que cae al suelo, mientras que si queda en pie, no ocurre un disturbio mecánico tan grande a nivel del suelo al no romperse las raíces del árbol (Yamamoto, 2000).

La regeneración natural

La regeneración natural es un proceso de recuperación de la estructura y el funcionamiento de un ecosistema en donde ha ocurrido una pérdida o alteración de la

vegetación original (Almazón-Nuñez *et al.*, 2012). El establecimiento de nuevos individuos sucede de manera natural, es decir, sin intervención humana (Serrada-Hierro, 2003).

Teóricamente, este proceso puede resultar en la recuperación de las condiciones originales del hábitat donde ocurrió un disturbio. Sin embargo, existen tantos elementos y factores involucrados durante la regeneración natural, que generalmente existen cambios en la estructura y composición de las especies que se van estableciendo en el claro en comparación a las que se encontraban inicialmente (Chazdon *et al.*, 2007). Por ejemplo, la disponibilidad de propágulos y de los microhábitats apropiados para su desarrollo, pueden impactar totalmente en la forma en que ocurre el proceso de recuperación y en la vegetación que termina establecida (Guadarrama *et al.*, 2006, Buma y Wessman, 2011).

Sucesión ecológica

La regeneración natural de un ecosistema ocurre a través de un proceso denominado sucesión ecológica (Sahney y Benton, 2008), el cual es definido como un proceso observable de cambio en la estructura, composición taxonómica y funciones de un ecosistema de manera predecible y un tanto ordenada a lo largo del tiempo después de un disturbio en el que el ecosistema vuelve a una condición similar a la original, antes del disturbio (Vandermeer *et al.*, 1990; Sahney y Benton, 2008; Fierer *et al.*, 2010; Koziol y Bever, 2015).

La sucesión ecológica se puede dividir en dos categorías: sucesión primaria y sucesión secundaria. La sucesión primaria ocurre en ambientes con un sustrato sin cobertura vegetal previa, en donde se establecen organismos provenientes de sistemas contiguos. La sucesión secundaria, por otro lado, ocurre en ecosistemas preestablecidos que poseen propágulos disponibles que podrían re-colonizar los sitios (Walker y del Moral, 2011; Fierer *et al.*, 2010), tras verse afectados por algún disturbio que ocasione la pérdida de la cobertura vegetal (Cook *et al.*, 2005). En este tipo de sucesión, se forma un bosque secundario, que con el paso del tiempo es sustituido por un bosque maduro (Guariguata y Ostertag, 2001).

Tras la ocurrencia de la apertura de un claro se inicia en específico un proceso de sucesión secundaria. Las especies de plantas que se van estableciendo durante la sucesión

secundaria provienen de una, o varias, de las siguientes fuentes de propágulos (Martínez-Ramos, 2017):

a) Semillas provenientes de los árboles del dosel o de los árboles que crecen fuera de este. La cantidad que cae por unidad de tiempo y superficie en una localidad determinada es denominada “Lluvia de semillas” (Martínez-Ramos y Garcia-Orth, 2017).

b) Plántulas y árboles jóvenes establecidas antes de la apertura del claro y que forman la comunidad llamada “Regeneración de avanzada”. Crecen lentamente, o suprimen su crecimiento, hasta que ocurre la formación de un claro (Yamamoto, 2000).

c) Rebrotos de árboles rotos, troncos rotos o heridos de los árboles que quedaron tras la formación del claro (Brokaw, 1980).

El aumento de cociente rojo/rojo-lejano de la luz incidente y el aumento de las temperaturas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1994) tras la apertura del dosel, estimula el crecimiento de las especies demandantes de luz, como lo son herbáceas, trepadoras y arbustos, quienes predominan en las primeras etapas de sucesión (Vandermeer *et al.*, 1990).

Las plantas demandantes de luz se encuentran asociadas a las primeras etapas de la sucesión. En las condiciones previas al disturbio su densidad es baja; mientras que tras la formación del claro se convierte en las especies dominantes, ya que sus semillas y plántulas no suelen sobrevivir en la sombra y dependen de las condiciones que se generan tras la apertura del dosel para su desarrollo (Granados y López 2000; De Souza y Válio, 2001).

En una etapa más madura de la sucesión, el crecimiento de las especies vegetales pioneras ayuda a cerrar el dosel (van Breugel *et al.*, 2007), permitiendo el establecimiento de las especies tolerantes a la sombra a través de la lluvia de semillas, al banco de semillas o al rebrote de tocones o raíces (Zhou *et al.*, 2017). Las especies tolerantes a la sombra no dependen de la apertura de claros para la germinación de sus semillas ni para que sus plántulas alcancen tamaños reproductivos, por lo que son capaces de crecer bajo el dosel de la selva madura (Granados y López 2000).

Sin embargo, es importante considerar que no es posible encajonar a las especies vegetales en la clasificación en tolerantes a la sombra y demandantes de luz, debido a que

no reflejan la complejidad de las respuestas de las plantas a la luz y otros factores ambientales. Sería más acertado considerar que tanto las especies extremadamente demandantes de luz como aquellas extremadamente tolerantes a la sombra son los extremos en un gradiente de historias de vida en el que se ubican las especies vegetales que se establecen a lo largo de la sucesión (Poorter *et al.*, 2004).

Cierre del dosel y clausura del claro

Los cambios ambientales creados por la formación del claro en la selva son efímeros. Con el crecimiento de las especies vegetales, la disponibilidad de luz disminuye, por lo que se vuelve insuficiente para la germinación de semillas o el crecimiento de las especies demandantes de luz que no han cumplido su ciclo de vida (van Breugel *et al.*, 2007; Chazdon, 2008). Tanto la temperatura, como su rango de variación a lo largo del día, va disminuyendo conforme los claros se van cerrando (Fetcher *et al.*, 1985).

El cierre del dosel provoca un aumento de la mortalidad de las especies demandantes de luz, que son reemplazadas por especies tolerantes a la sombra, las cuales terminan por aumentar su dominancia, provocando la clausura del claro (Whitmore, 1984). Por lo tanto, se puede decir que la fase madura del claro ocurre cuando un árbol del dosel es reemplazado por otro al alcanzar la altura suficiente para incorporarse a este estrato, cerrando así el claro que se formó (Martínez-Ramos, 2017). Esta fase se mantiene hasta que la caída de otro individuo o sus partes, renueve el ciclo (Whitmore, 1975; Hallé *et al.*, 1978).

EL SUELO Y LOS HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES

La mayoría de las investigaciones sobre la dinámica de los claros en la selva se ha centrado principalmente en las perturbaciones sobre las comunidades vegetales (Fierer *et al.*, 2010). Pero los ecosistemas terrestres se encuentran formados por dos componentes: uno epigeo, donde se encuentran las plantas; y uno hipogeo, que se encuentra por debajo del suelo. Estos se encuentran conectados y son altamente influyentes entre sí (Wardle *et al.*, 2004). Por lo tanto, estudiar el suelo es clave para entender la dinámica de un ecosistema tras la formación de un claro (Bardgett y Wardle, 2010), puesto que los disturbios también pueden perturbar las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo (Haselwander, 1997).

El suelo

El suelo es definido como una matriz heterogénea ubicada en la superficie de la tierra, donde interactúan cuatro fases: litosfera, atmósfera, hidrosfera y biosfera (Chapin *et al.*, 2011). Esto permite que sea un sistema dinámico y sensible a los cambios en los elementos que lo componen (Tarbuck y Lutgens, 2005).

La parte abiótica del suelo está compuesta por la fracción mineral, la materia orgánica, el agua y la atmósfera que se encuentran en el suelo. Las partículas que componen la fracción mineral del suelo se clasifican según su tamaño en grava, arena, limo y arcilla; y su proporción determina la textura del suelo. Estas partículas, junto con la materia orgánica, retienen a los iones disueltos por el agua, o producidos por actividad biológica, los cuales se encuentran disponibles para ser incorporados por plantas y microorganismos (Richards, 1987).

En el suelo se encuentra establecida una comunidad diversa de organismos conocidos como la biota del suelo (Killham, 1995). Los cuales son clasificados según su tamaño en tres grupos: la microbiota, donde se incluyen a las algas, protozoos, hongos y bacterias; la mesobiota, que incluye nematodos, colémbolos y artrópodos pequeños; y la macrobiota, compuesta por las lombrices, moluscos, y artrópodos de mayor tamaño (Richards, 1987). La microbiota tiene un efecto sobre la fertilidad del suelo, determina la estabilidad y funcionamiento de los ecosistemas, y su diversidad garantiza el ciclo de diversos nutrientes (Azcón, 2000).

Micorrizas

La rizosfera es el sitio donde las raíces de las plantas interactúan con el suelo circundante y con la biota del suelo (Hawkes *et al.*, 2007); en específico, es el sitio donde las raíces de las plantas interactúan con las hifas de ciertos hongos, formando así asociaciones micorrícicas (Sánchez de Prager *et al.*, 2010). Las plantas funcionan como el principal suministro de carbono orgánico para los organismos del suelo, a través de la materia orgánica que cae o a través de sus raíces (Carrillo, 2009).

Las micorrizas se clasifican de acuerdo a la forma en que el hongo penetra la raíz, las estructuras que forma el hongo y a las especies de hongos y plantas involucradas, formando siete grupos distintos los cuales son: arbuscular, ericoide, orquideoide, ectomicorriza, ectendomicorriza, arbutoide, y monotropoide (Álvarez-Sánchez y Monroy, 2008; Camarena-Gutierrez, 2012).

Los hongos micorrizógenos arbusculares

Las micorrizas arbusculares están formadas por hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y las raíces de diversas especies de plantas como: briofitas, casi todos los grupos de pteridofitas, gimnospermas y la mayoría de las familias de angiospermas (Smith y Read, 2008; Sanders, 2003). Se estima que el 80 al 90% de las plantas terrestres se encuentran asociadas a los HMA (Smith y Read, 2008).

De acuerdo a la clasificación de Schüßler y Walker (2010) los HMA pertenecen a cuatro órdenes: Glomerales, Diversisporales, Paraglomerales y Archaeosporales; con doce familias, 44 géneros y 346 especies aproximadamente (Redecker *et al.*, 2013). Sin embargo, la categorización del clado Glomeromycota como phylum (Tedersoo *et al.*, 2018) o subphylum (Spatafora *et al.*, 2016) se encuentra actualmente en debate.

Los HMA son endosimbiontes obligados y completan su desarrollo dentro del hospedero (Souza, 2015); puesto que han perdido la capacidad de adquirir y asimilar carbono del suelo sin encontrarse asociados a una planta, en comparación con los hongos saprótrofos, que no requieren estar asociados y que toman el C a partir de la descomposición de la materia orgánica (Johnson, 2010).

Estos hongos son generalistas, al ser capaces de colonizar distintas especies de plantas (van Der Heijden *et al.*, 2003; Hodge *et al.*, 2010) Incluso, un mismo hongo, puede

colonizar a distintas especies de plantas al mismo tiempo. Se ha propuesto que los HMA vinculan a las plantas entre ellas permitiendo la transferencia de C, N, P y agua a través de las conexiones de hifas (Heap y Newman, 1980; Simard y Durall, 2004) y formando lo que se conoce como redes micorrízicas.

En el caso de las plantas, el micotrofismo puede ser: dependiente, no pudiendo crecer en ausencia de HMA; o facultativo, alcanzando la madurez reproductiva sin necesidad de formar asociación con los HMA. Sin embargo, también existen plantas dependientes que dejan de serlo cuando alcanzan cierta madurez, caso que se incluye dentro del micotrofismo facultativo (Brundrett, 2004; Janos, 2007).

Funciones de los HMA

Absorción

La principal función de los HMA es aumentar la superficie de absorción de la raíz de las plantas para obtener nutrientes como fósforo y nitrógeno. El área de absorción puede llegar a aumentar de 10 a 1 000 veces gracias al micelio (Das y Varma, 2009) complementando o llegando a reemplazar a los pelos radicales de las plantas. Por su parte, la planta trasloca entre el 4% y hasta el 20% de sus fotosintatos a los HMA, quienes los utilizan como fuente de carbono, produciendo más micelio y esporas (Janos, 2007).

Los HMA tienen diversos impactos sobre las plantas al facilitar la absorción de agua (Borde *et al.*, 2012) y de iones relativamente inmóviles (Johnson, 2010). Esto tiene muchas ventajas para las plantas, incluso en algunas especies vegetales se estimula la producción de flores, frutos y polen, mientras que en otras se aumenta la producción de citoquininas o se mejora el enraizamiento (Allen *et al.*, 1980). Asimismo, a otra escala de acción se ha demostrado experimentalmente que los HMA intervienen en mantener la estructura de la comunidad vegetal e incrementar su diversidad (Frías *et al.*, 2004).

El micelio de los hongos micorrizógenos arbusculares participa en el aumento de la absorción de diversos compuestos, entre los que se encuentran:

- Fósforo (P)

La forma principal de P disponible es el fosfato, el cual es relativamente insoluble en el suelo y su transporte tiende a ser difícil para las plantas. El suelo en los ecosistemas tropicales es de naturaleza ácida, lo cual facilita la inmovilización del fósforo y no permite

que las plantas lo absorban en las concentraciones que lo requieren (Perry y Amaranthus, 1990). Las hifas tienen una mayor capacidad de exploración del suelo y probabilidad de adquirir P de difícil acceso para las plantas mediante transportadores de fosfato de alta afinidad ubicados en el micelio extrarradical (Azcón-Aguilar y Pérez-Tienda, 2019).

- Nitrógeno (N)

A pesar de que los iones de amonio y nitrato tienen una mayor movilidad en el suelo en comparación con el P, los HMA pueden llegar a beneficiar la adquisición de N cuando existe escasez (Leigh *et al.*, 2009). Los hongos transportan principalmente NH_4^+ a la planta, pero también NO_3^- y aminoácidos. (Hawkins *et al.*, 2000; Read y Perez-Moreno, 2003). Esto mediante transportadores fúngicos de NH_4^+ y NO_3^- en esporas, micelio extrarradical y micelio intrarradical (Bücking y Kafle, 2015).

- Micronutrientes

Las plantas requieren de ciertos nutrientes en pequeñas cantidades, como el caso del cobre (Cu), zinc (Zn), magnesio (Mg), manganeso (Mn) y cobalto (Co) (Marschner, 1995). Los HMA participan en la absorción de estos elementos, pero también evitan que alcancen niveles de concentración tóxicos dentro de la planta (González-Chávez *et al.*, 2004). De manera similar, funcionan como sumideros de contaminantes, entre los que se encuentran: cadmio (Cd), zinc (Zn), cobre (Cu), plomo (Pb), níquel (Ni) o arsénico (As) (Frías *et al.*, 2004).

- Agua

El micelio tiene la capacidad de absorber agua más rápidamente y a mayor profundidad que las raíces, lo que aumenta el transporte de agua del suelo hacia la planta, en especial en situaciones de estrés hídrico (Marulanda *et al.*, 2003; Borde *et al.*, 2012).

Estructura del suelo

Algunas especies de HMA producen glomalina, una glicoproteína hidrofóbica recalcitrante que mantiene unidas las partículas minerales y orgánicas del suelo, la cual tiene efectos directos sobre la agregación del suelo (Jastrow *et al.*, 1998; Driver *et al.*, 2005). Esta proteína mejora las propiedades fisicoquímicas del suelo (Frías *et al.*, 2004), reduce la pérdida de nutrientes (Lovelock *et al.*, 2004), mejora la infiltración del agua (Nobre *et al.*,

2015) e influye en el secuestro de carbono, representando entre el 4 y 5% del carbono total en suelos viejos (Rillig, 2004).

Resistencia a estresores biológicos

Los HMA llegan a proteger a las plantas hospederas contra varios patógenos (Borowics, 2001; Sikes *et al.*, 2009); ejemplo de ello es la resistencia de algunas plantas asociadas a HMA ante el marchitamiento por *Fusarium* (Whipps, 2004). Además, los HMA proveen a las plantas resistencia a la herbivoría (Bennett y Bever, 2007; Pozo *et al.*, 2010) y protección contra nemátodos fitoparásitos (Li *et al.*, 2006).

Estructuras de los HMA

Micelio extrarradical

Se le denomina micelio extrarradical (ME) (Figura 2) a las redes de hifas de HMA fuera de la raíz que se encuentran en contacto con el suelo (Smith y Read, 2008) y que se forman después de establecerse dentro de las raíces de la planta (Hodge *et al.*, 2010). Su diámetro es más pequeño que el de las raíces, lo que les permite extenderse por largas distancias a través del suelo, aumentando el área de absorción más allá de la zona de agotamiento de los nutrientes (Albertsen *et al.*; 2006). El ME tiene un diámetro entre 2 a 27 μm , su longitud puede variar entre 1 a 5 mg^{-1} de suelo y constituye del 20 al 30 % de la biomasa microbiana total en el suelo (Leake *et al.*, 2004; Cuenca, 2015).

El ME está implicado principalmente en la exploración del suelo en búsqueda de nuevas plantas en las cuales se logre la colonización y, por lo tanto, que existan nuevas fuentes de C orgánico. De esta manera, interconecta y transfiere nutrientes entre plantas de distintas especies (Schüßler *et al.*, 2001; Simard *et al.*, 2002).

Las hifas del micelio extrarradical se ramifican a partir de una “hifa de avance”, la cual es de gran tamaño, con paredes gruesas, de tipo cenocítico y con ramificaciones de forma angular. Las “hifas de exploración” son más finas; están altamente ramificadas, pero no uniformemente; y presentan septos, ubicados irregularmente, que aíslan los segmentos viejos y sin citoplasma. Las hifas de exploración forman conjuntos de hifas pequeñas y ramificadas, conocidas como “estructuras ramificadas de absorción”, que se encuentran en la parte externa de la raíz asociadas con la absorción de nutrientes (Hernández-Cuevas *et al.*, 2003; Smith y Read, 2008).

La colonización intrarradical (CI) consiste de varias estructuras fúngicas (Figura 2) dentro de las raíces de la planta hospedera, en la cual el hongo desarrolla estructuras que participan en el intercambio de nutrientes con la planta hospedera, así como el almacenamiento de lípidos y la comunicación mediante diferentes señales (Bago *et al.*, 2000). Las estructuras del hongo que se forman dentro de la raíz durante la colonización intrarradical son las siguientes (Aguilera-Gómez *et al.*, 2007):

a) Hifas intrarradicales:

Las hifas intrarradicales son células cenocíticas que crecen entre las células de la corteza de la raíz, tienen afinidad por la glucosa y fructosa compartida por las raíces de las plantas asociadas; fotosintatos que son convertidos en triosa, glucógeno o lípidos de reserva dentro de estas y transportados a las hifas extrarradicales que no pueden realizar estas funciones (Bago *et al.*, 2000).

b) Arbúsculos:

Los arbúsculos son ramificaciones sucesivas de hifas de HMA dentro de las células de la corteza de las raíces vegetales, en las que se lleva a cabo el intercambio de nutrientes entre los simbioses (Luginbuehl y Oldroyd, 2017). Se forman cuando la membrana de la planta hospedera invagina, creando una superficie de contacto entre los protoplastos de ambos organismos en la que se transfiere iones y otras moléculas (Guzmán y Farías, 2005). Los plasmalemas de ambos organismos entran en contacto, pero no sus citoplasmas. La vida media de los arbúsculos es de entre 4 a 14 días, pero se forman continuamente (Karandashov *et al.*, 2004).

c) Ovillos:

Los ovillos son enrollamientos de hifas que participan en el intercambio de nutrientes, junto con los arbúsculos (Hernández-Cuevas *et al.*, 2003).

d) Vesículas:

Estructuras intracelulares redondas, elípticas o irregulares conectadas al micelio. Surgen del hinchamiento de una hifa y sirven para el almacenamiento de lípidos en forma de fosfolípidos, glicolípidos, esfingolípidos y lípidos neutrales (Smith y Read, 2008). Tienen otras funciones alternas como participantes en el metabolismo y almacenamiento del

fósforo (Olsson *et al.*, 2011) y como auxiliares en la formación de esporas (Cuenca, 2015). Además de participar en el almacenamiento de metales pesados. Principalmente, se encuentran en los géneros *Glomus*, *Sclerocystis*, *Acaulospora* y *Entrophospora* (Hernández-Cuevas *et al.*, 2003).

e) Esporas:

Estructuras de resistencia y propagación formadas asexualmente a través del engrosamiento de una hifa (Souza, 2015). Son multinucleadas, con una gruesa pared de quitina, con un diámetro de entre 50 y 300 μm y en las que se puede encontrar glucógeno y lípidos (Sjöberg *et al.*, 2004). Son la única fase independiente de los HMA, es decir son las únicas estructuras que pueden sobrevivir en el suelo sin la presencia de la planta hospedera, por lo que la mayoría se encuentra más en la fase extrarradical de la colonización (Bonfante *et al.*, 1994).

Formación de la asociación micorrízica arbuscular

Precolonización

Los hongos micorrizógenos arbusculares que colonizan a las raíces pueden provenir de tres fuentes de inóculo: esporas, raíces previamente infectadas e hifas presentes en el suelo (Bago *et al.*, 2000). Estas tres estructuras, son conocidas como propágulos y su capacidad de establecer una relación mutualista con las raíces de las plantas, se define como potencial de inóculo (Brundrett y Abbott, 1995; Guadarrama, 2008).

Los periodos de latencia de las esporas pueden ser muy largos y no requieren estar en contacto con una fuente de carbohidratos para mantenerse viables (Cervantes Salgado, 2017). Sin embargo, la formación de la asociación es lenta, puesto que se requiere de energía y tiempo para su germinación. Es por ello que en suelos sin disturbio las redes de hifas y los fragmentos de raíces, son los principales tipos de inóculo que forman la colonización de nuevas plantas, aun cuando exista en el suelo una cantidad significativa de esporas (Merryweather y Fitter, 1998; Klironomos y Hart, 2002).

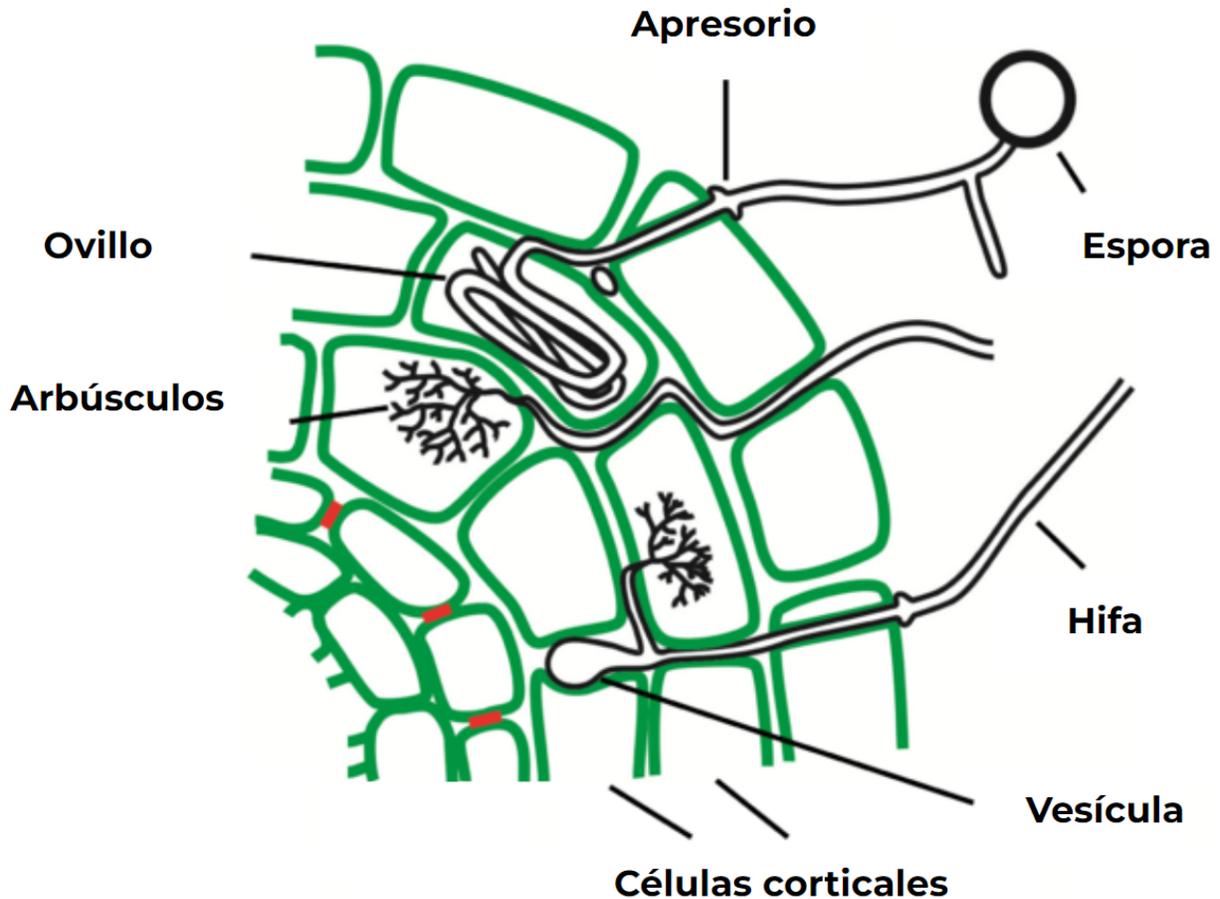


Figura 2. Estructuras que se forman durante la colonización intrarradical que sirven para la formación de la asociación simbiótica, así como el intercambio y almacenamiento de nutrientes entre la planta y el hongo micorrizógeno arbuscular (Piepenbring, 2015)

Colonización

Las raíces de la planta producen exudados que forman parte de una serie de procesos de señalización y reconocimiento químico, entre los simbioses, que regulan la adhesión, penetración y colonización (Giovannetti, 1998). Estos exudados estimulan el desarrollo y ramificación del micelio en dirección a las raíces de la planta (Sharma y Johri, 2002).

Una vez que las hifas entran en contacto con la raíz, se adhieren a ella para penetrarla; gracias a la formación de una estructura especializada denominada apresorio (Giovannetti, 1998). El hongo produce enzimas líticas de la pared celular no agresivas, por lo que ambos organismos cambian su patrón de expresión génica y morfología (Strack et al., 2003).

Una vez que la colonización comienza, el hongo se extiende por la epidermis y el parénquima cortical, sin penetrar la endodermis, los tejidos vasculares o meristemáticos (Harley y Smith, 1983). Dentro de las células corticales de la raíz, la hifa se ramifica repetidamente para formar una estructura en forma de árbol denominada arbusculo. Posteriormente a la formación de arbusculos se forman el resto de estructuras intra- y extrarradicales (Strack *et al.*, 2003).

Tipos de colonización

Se han descrito dos tipos de colonización por hongos micorrizógenos arbusculares, Arum y Paris, que resultan ser polos de un gradiente de colonización porque la mayor parte de las especies vegetales estudiadas para este fin presentan combinaciones de los tipos abajo descritos (Dickson, 2004):

- Arum: La colonización tipo Arum es rápida, con un arreglo constante y homogéneo dentro de la raíz. El hongo se extiende a lo largo de los espacios entre las células o apoplastos que se encuentran entre las paredes de las células corticales, por lo que crecen de manera paralela a la raíz. Las hifas intercelulares penetran las células corticales y se ramifican dicotómicamente para formar los arbusculos. Pueden formarse ovillos en las células exodérmicas de la raíz (Smith y Read, 2008). Este tipo de colonización es común en plantas cultivadas y en plantas de las familias Asteraceae, Arecaceae, Euphorbiaceae, Boraginaceae y Fabaceae (Fisher y Jayachandran, 2005).
- Paris: En este caso, la colonización es lenta, con un arreglo muy variable. Las hifas se desarrollan en la epidermis dentro de las células, extendiéndose directamente de célula a célula. Las hifas pueden enrollarse formando estructuras denominadas ovillos. Los arbusculos no son abundantes, pero se pueden llegar a encontrar (Smith y Read, 2008). Este tipo de colonización se ha observado en hierbas y árboles, por lo que se considera que es el más frecuente en las comunidades vegetales naturales. Algunas de las familias que poseen esta colonización son Poaceae, Annonaceae y Smilacaceae (Fisher y Jayachandran, 2005).

ANTECEDENTES

RESPUESTA DE LOS HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES A LOS FACTORES AMBIENTALES

Se ha observado cómo diversos factores ambientales (Tabla 1) influyen en el establecimiento de los HMA de distintas maneras: en su formación, función, en la composición y abundancia de especies, potencial de inóculo, producción de micelio y en su adaptabilidad al entorno (Molino y Amaranthus, 1990; Segun, 2011; de Souza y Freitas, 2017). Además, se ha observado que los factores ambientales tienen un papel importante en la formación de la asociación micorrízica entre la planta y el hongo; afectando la colonización tanto intrarradical como extrarradical, al promover o inhibir la penetración radical de las plantas por parte de la hifa, el encuentro entre los simbios, la germinación de las esporas del hongo o el crecimiento de las hifas, etc. (McMillen *et al.*, 1998).

Tabla 1. Factores ambientales y sus impactos sobre los HMA, así como sobre el establecimiento de la asociación			
Factor	Característica	Efecto	Referencia
Suelo	Textura del suelo.	En relación con la presión atmosférica y la humedad, inhibe la germinación y el crecimiento de las hifas.	Carrenho <i>et al.</i> , (2007)
	Cantidad de agregados, porosidad y capacidad de intercambio catiónico.	Efecto sobre la producción de micelio.	Leake <i>et al.</i> , (2004)
	Grado de compactación y calidad del suelo.	Efecto en la composición, abundancia y potencial de inóculo.	Molino y Amaranthus, (1990)
Luz	Radiación solar.	La falta de ella reduce la colonización micorrízica de las raíces, la producción de esporas y la reducción de las hifas externas.	Srivastava <i>et al.</i> , (1996)
Temperatura	Alta.	Porcentaje de colonización incrementa hasta en un 15% a temperaturas cercanas a los 30 °C, pero disminuye cuando la temperatura excede los 30 °C.	Furlan y Fortín, (1973); Bowen, (1987)
	Baja	Disminuyen la asociación micorrízica, llegando a eliminarla cuando se alcanzan	Land y Schonbeck, (1991)

		temperaturas menores de 5 a 10 °C. La temperatura mínima a la cual puede ocurrir la germinación de esporas es 5°C.	
Humedad	Falta	Reduce el proceso de colonización.	(Deepika y Kothamasi, 2014)
	Estrés hídrico moderado	Las hifas incrementan la absorción de agua lo que favorece la relación mutualista	(Augé, 2001; Kumar y Ghose, 2008)
	Exceso	Reduce la producción de micelio.	Entry et al. (2002)
Nutrientes	Suelos ricos	El intercambio de nutrientes representa un alto gasto energético, entrando en conflicto las necesidades nutricionales de los simbioses por lo que hay menor formación de la micorriza arbuscular.	Koide y Mosse, (2004)
	Suelos pobres	Fortalecen la asociación micorrícica.	Treseder y Allen, (2002)
Materia orgánica	De manera indirecta	Los cambios sobre ella afectan la estructura del suelo, el pH, los nutrientes y la capacidad de retención de agua.	Srivastava et al., (1996)
Nitrógeno	Altas concentraciones	Reducen la colonización de manera indirecta al inhibir la cantidad de exudados producidos en las raíces que regulan la adhesión y penetración de los hongos.	Carrenho et al., (2007); Thrall et al., (2006)
Fósforo	Baja concentración	Mayor colonización por HMA.	Graham et al., (1981)
	Alta concentración	Inhiben el crecimiento y desarrollo de las hifas externas al disminuir ciertos exudados producidos por las raíces mediados por la cantidad de fósforo.	
Metales pesados	Alta concentración	Algunas especies de HMA son tolerantes, llegando a proteger a sus hospederos de la toxicidad. Pero también se puede eliminar la colonización.	Gildon y Tinker, (1981)

pH	Extremadamente bajo	Disminución del número de esporas, su germinación y desarrollo.	(Porter et al., 1987)
	Bajo	Se favorece la colonización por ciertas especies como <i>Acaulospora laevis</i> .	Robson y Abbott, (1989)
	Alto	Se favorece la presencia de especies del género <i>Glomus sp.</i>	
Salinidad	Alta concentración	Aunque los HMA tienen la capacidad de proteger a las plantas del estrés salino, puede disminuir la producción de propágulos y la colonización intrarradical.	Sengupta y Chaudhuri, (2002); Juniper y Abbott, (2006)
HMA	Compatibilidad entre simbiontes y patrones estacionales en la esporulación.	Efectos sobre la formación de la asociación	Camargo-Ricalde y Esperón-Rodríguez, (2005; Chaudhary et al., (2008).
Plantas hospederas	Recambio de raíces, cantidad de pelos radicales, tasa de crecimiento, complementariedad funcional e historias de vida	Influencia en la colonización micorrízica	Brundrett, (1991); Guadarrama et al., (1998); Lugo et al., (2003).
	Plantas micotróficas.	Estimulan la penetración de la raíz y el grado de colonización	Koide, (1993)
	Plantas no micotróficas.	Inhibición en la penetración de la raíz, al liberar exudados radicales: isotiocianatos, que tienen actividad antifúngica, y flavonoides, que afectan la germinación de esporas, la extensión y ramificación de los tubos germinativos de los HMA	Schreiner y Koide, (1993); Espinosa-Victoria, (2000)

Estacionalidad

La temporada del año tiene repercusión sobre distintos factores ambientales, tales como: la cantidad de radiación solar, la defoliación, la disponibilidad de fósforo, la humedad del suelo y la temperatura (Buwalda et al., 1985; Cade-Menun et al., 1991). Por lo tanto, la estacionalidad tiene efectos sobre la abundancia de esporas, la riqueza y la

composición de los HMA (Núñez-Castillo y Álvarez-Sánchez, 2003; Escudero y Mendoza, 2005; Hawkes *et al.*, 2011).

Durante la estación de secas, se ha observado un aumento del número de esporas de HMA en el suelo, relacionado con la fenología de las plantas (mayor producción de raíces finas) y la baja disponibilidad de nutrientes observada durante esta época. (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999).

En cambio, durante la temporada de lluvias, el incremento de la humedad en el suelo provoca una mayor germinación de las esporas, lo que se traduce en un mayor porcentaje de colonización y una menor abundancia de éstas en el suelo (Miller *et al.*, 1985; García *et al.*, 2008). Adicionalmente, la disminución de esporas de HMA en el suelo se encuentra relacionada con el aumento en la actividad de la fauna del suelo que ocurre durante esta estación, lo que incrementa la depredación de las esporas.

RESPUESTA DE LOS HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES A LOS DISTURBIOS.

Cuando en un ecosistema ocurre un disturbio existe un efecto directo sobre los factores ambientales descritos en el apartado anterior. Esta modificación de las características del entorno tiene repercusión a su vez sobre las comunidades de HMA (Willis *et al.*, 2013). Se han observado efectos sobre la producción de micelio externo (Leake *et al.*, 2004), disminución de las tasas de absorción de nutrientes (McGonigle y Miller, 2000) y aumento en la biomasa del HMA con el pasar del tiempo (Bach *et al.*, 2010).

Además, los disturbios tienen un impacto directo sobre el potencial de inóculo del suelo (Abbott, 1991), lo que se traduce en una disminución en la formación de la asociación (Brundrett, 1991) y menores porcentajes de colonización (Addy *et al.*, 1997). Sobre la afectación sobre los propágulos del suelo se ha reportado: la reducción del número de esporas viables, fragmentación de la red de micelio cuando ocurre un disturbio en los primeros 30 cm del suelo (Jasper *et al.*, 1989) y la disminución en la colonización de nuevas raíces mediante raíces ya colonizadas (Pattinson *et al.*, 1999).

Se han realizado diversos estudios sobre los impactos de los disturbios en los HMA, entre los que se encuentran: incendios (Wicklow-Howard, 1989), erosión (Habte, 1989), actividad volcánica (Pattinson *et al.*, 1999) y heladas (Read y Birch, 1988).

Uno de los disturbios que más ha sido estudiado, en cuanto a su impacto en los HMA, es el cambio de uso de suelo por actividades antropogénicas como la agricultura y la ganadería (Oehl *et al.*, 2003; Tchabi *et al.*, 2008; Xiang *et al.*, 2014). Se ha encontrado una disminución de la diversidad y abundancia de esporas en parcelas de cultivo recién perturbadas (Cuenca *et al.*, 1998). Mientras que otros estudios que se han enfocado en el impacto sobre el porcentaje de colonización y la composición de especies no han encontrado cambios en estas variables (Picone, 2000; Guadarrama *et al.*, 2006).

HMA y su capacidad de regeneración natural

La recuperación de la micorriza arbuscular tras un disturbio depende en gran parte del potencial de inóculo (Jasper *et al.*, 1989); el cual a su vez depende de las concentraciones iniciales, resiliencia y dispersión de los propágulos y del impacto de los cambios ambientales sobre los hongos sobrevivientes (Brundrett, 1991). Algunos propágulos suelen ser más sensibles que otros al impacto por parte de los disturbios en los

ecosistemas. Las raíces colonizadas son uno de los propágulos más resistentes al disturbio, debido a que el micelio se encuentra protegido dentro de las raíces (Rives *et al.*, 1980). Las esporas, debido a su latencia y a su efectividad para colonizar plantas, son la principal fuente de inóculo cuando sucede un disturbio de alto impacto (Jasper *et al.*, 1989). Por otro lado, el micelio extrarradical es una fuente de colonización secundaria al ser muy sensible a los disturbios (Pattinson *et al.*, 1999).

HMA a través de la sucesión ecológica

Los HMA son importantes en los procesos de sucesión ecológica vegetal (Kardol *et al.*, 2006), porque afectan los mecanismos de coexistencia de las comunidades vegetales (Veresoglou *et al.*, 2017). El cambio en la composición de plantas durante un proceso de sucesión altera, a su vez, la composición de los HMA en el suelo (Johnson *et al.*, 2004; Antoninka *et al.*, 2011).

Las especies de plantas que crecen inmediatamente después de un disturbio, denominadas demandantes de luz, en el caso de las selvas; son conocidas por no formar micorrizas o ser no micotrofas (Kiers *et al.*, 2000; Middleton y Bever 2012, Koziol y Bever 2015). Debido a que presentan un aumento en la producción de raíces finas, las cuales les permiten encontrar recursos sin requerir estas asociaciones (Seifert *et al.*, 2009). Sin embargo, otros estudios han encontrado resultados contradictorios; mencionando que las especies demandantes de luz tienen una alta capacidad de respuesta a las micorrizas, y se ven beneficiadas en su crecimiento y supervivencia (Zangaro *et al.*, 2003); en relación a un alto potencial de inóculo, que favorece la formación de la asociación, en comparación a etapas de sucesión más avanzadas (Zangaro *et al.*, 2000).

Avanzado el proceso de sucesión, se van estableciendo especies herbáceas que requieren de manera facultativa la colonización de hongos micorrizógenos arbusculares (Read, 1994). La formación de la asociación dependerá de las condiciones ambientales independientemente si el hongo está disponible en el suelo del sitio (Janos, 1980), debido a que las plantas que se establecen son no micotrofas. Posteriormente, en los sitios que se encuentran en las últimas etapas de sucesión se pueden encontrar plantas micótrofas obligadas, es decir, que dependen fuertemente de los HMA (Janos, 1980; Middleton y Bever 2012; Bauer *et al.* 2018); pero que son sensibles a la identidad taxonómica del hongo (Koziol y Bever, 2016).

Otros factores, más allá del proceso sucesional, pueden influir en si se establecen plantas micotrofas o no micotrofas recién ocurrido un disturbio, siendo un ejemplo la cantidad de nutrientes en el suelo. La inversión en micorrizas sirve para compensar otras estrategias de recolección de nutrientes por parte de las plantas (Gordon y Jackson, 2000) por lo que se ha sugerido que las plantas formarán la asociación micorrízica en los sitios donde los nutrientes son bajos y ocurre un disturbio ligero. Mientras que aquellos sitios con disturbios severos, pero con niveles altos de nutrientes favorecerán el establecimiento de plantas que no formen micorrizas (Miller, 1987).

El suelo en la dinámica de claros

La formación de claros provoca cambios en las condiciones ambientales, lo que incluye cambios en las propiedades físicas y químicas del suelo. Se ha observado que en claros jóvenes la limitación de N es mayor, mientras que en claros de más edad la limitación de P es mayor; el pH puede ser alto en la sucesión temprana, se vuelve más neutral y, en sistemas antiguos, tiende a ser ácido (Teste y Dickie, 2017). Sin embargo, cabe destacar que la intensidad de estos cambios también puede depender del tamaño del claro.

Se ha reportado que en suelos donde ocurre la apertura de un claro, el contenido de N y K disponibles son mayores en comparación con aquellos suelos donde no se han formado claros (He *et al.*, 2015; Xu *et al.*, 2016). En cambio, los contenidos de P total, P disponible, materia y carbono orgánicos fueron menores (He *et al.*, 2015; Xu *et al.*, 2016).

Los HMA en la dinámica de claros

El tipo de asociación micorrízica que más se establece en los bosques tropicales es la micorriza arbuscular, donde el elemento limitante del crecimiento vegetal es el fósforo (P) y el nitrógeno (N) (Alexander, 1989). No se ha estudiado en profundidad cómo los cambios durante la regeneración natural de claros afectan a los hongos micorrizógenos arbusculares, pero se ha observado que la diversidad aumenta en claros más jóvenes; para posteriormente disminuir pasada la sucesión temprana (Krüger *et al.*, 2015; Martínez-García *et al.*, 2015). La disminución en la diversidad de HMA está asociada a la disminución en la disponibilidad de P en el suelo que ocurre a lo largo de la regeneración natural, nutriente al que no todas las especies de HMA se encuentran adaptadas cuando se alcanzan niveles extremadamente bajos de P en las últimas etapas (Krüger *et al.*, 2015).

OBJETIVOS

Objetivo general

Describir la respuesta funcional de la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares a través del proceso de regeneración natural de claros en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz, México.

Objetivos particulares

Cuantificar la longitud del micelio extrarradical y el porcentaje de colonización intrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares en el suelo y raíces de claros en diferentes etapas de regeneración natural.

Determinar la relación entre las propiedades físicas y químicas del suelo con los cambios en el porcentaje de colonización y la longitud del micelio extrarradical en claros en diferentes etapas de regeneración natural.

Determinar la relación entre las características de los claros con la longitud del micelio extrarradical y el porcentaje de colonización intrarradical.

HIPÓTESIS

Tomando en cuenta que en la micorriza arbuscular participan tres elementos: plantas, suelo y hongos micorrizógenos arbusculares; hipotetizo que cualquier disturbio que afecte a la zona aérea, como la formación de claros y la regeneración natural, afectará las características del suelo y las respuestas funcionales de los hongos micorrizógenos arbusculares.

Debido a que la caída del árbol en la formación del claro provocará un aumento en la cantidad de materia orgánica del suelo, se espera que exista un aumento de nutrientes conforme se descompone la materia orgánica, en específico de P y N, reflejándose en mayores concentraciones de nutrientes en las etapas intermedias de los claros.

Espero que esto tenga un efecto en el porcentaje de colonización intrarradical y en la longitud de micelio extrarradical. En específico, que a mayor edad del claro, la longitud de micelio extrarradical del hongo micorrizógeno arbuscular aumente. En cuanto, al porcentaje de colonización intrarradical, espero que éste sea menor en claros más recientes debido a que al inicio de la apertura del claro la disponibilidad de los nutrientes es mayor que en aquellos más longevos.

Por último, espero que los parámetros físicos y químicos del suelo, como las concentraciones de P, N y la humedad, estarán principalmente relacionados con la producción de micelio extrarradical y el porcentaje de colonización intrarradical de los HMA.

MÉTODO

SITIO DE ESTUDIO

Ubicación geográfica

La Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas (Figura 3) es un área natural protegida ubicada en la región de Los Tuxtlas, al sur del estado de Veracruz, México. Posee una superficie total de 155,122 ha, la cual se encuentra dividida en aproximadamente 125,403 ha de zona de amortiguamiento y 30,000 ha de zona núcleo repartida en las tres principales elevaciones del lugar: 18,031 ha en la Sierra de Santa Marta, 1,883 ha en San Martín Pajapan y 9,805 ha en el volcán San Martín Tuxtla (Laborde, 2004). La zona tiene una altitud entre los 200 a los 1,700 m sobre el nivel del mar (Soto y Gama, 1997).

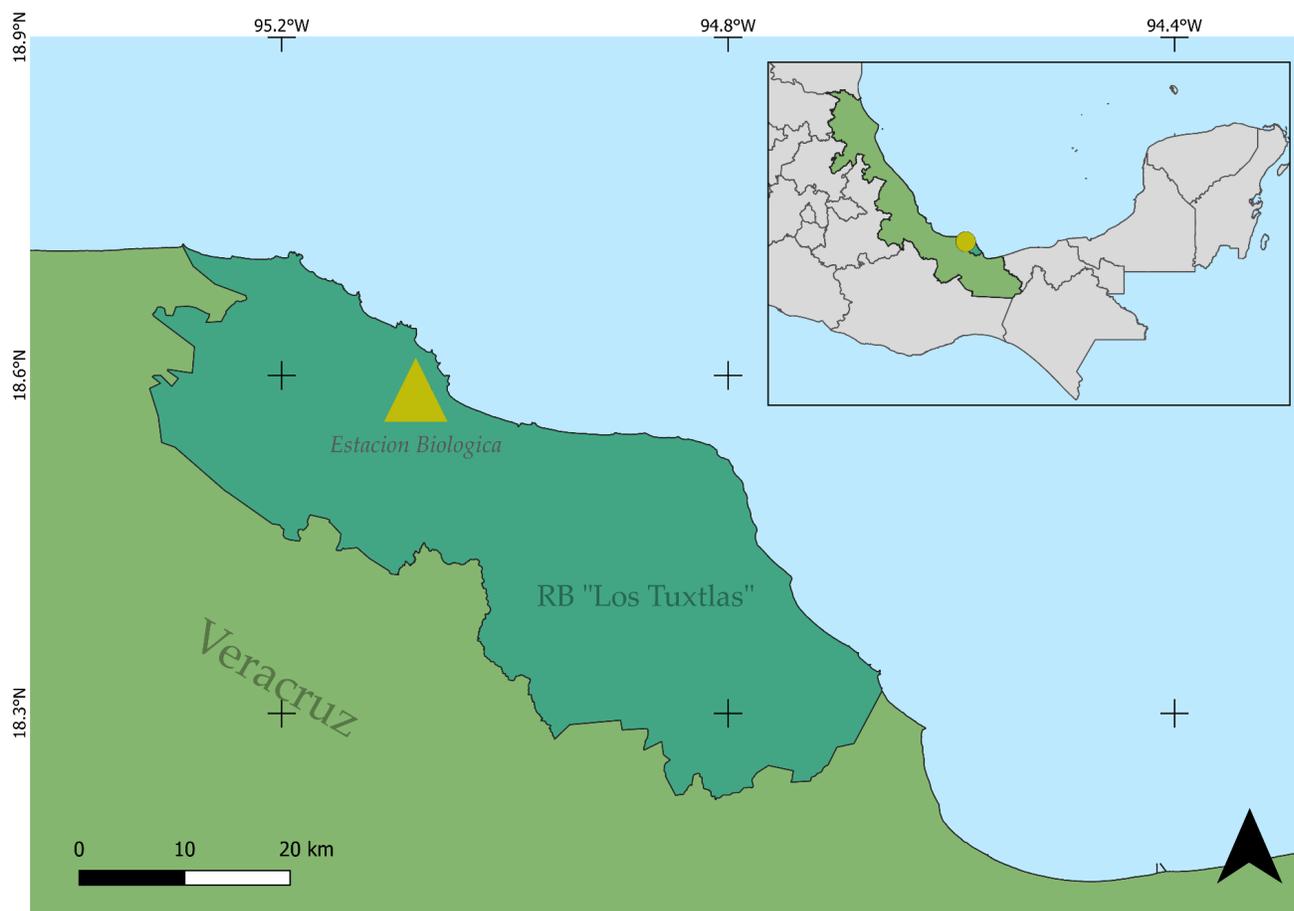


Figura 3. Ubicación de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas y la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas. Fuente: Elaboración propia sobre la base de datos "Áreas Naturales Protegidas" (SEMARNAT-CONANP, 2017) y con ayuda del software QGIS.

El presente estudio se realizó en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBTLT) con un área aproximada de 640 ha ubicada entre las coordenadas 95° 04' y 95° 09' O y los 18° 34' y 18° 35' N (Dirzo *et al.*, 1997) dentro de la zona núcleo de la Reserva.

Suelo

El suelo de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas se forma sobre materiales expulsados de los volcanes San Martín Tuxtla, Santa Marta y San Martín Pajapan; consiste de rocas ígneas, basaltos y andesitas mezcladas con cenizas volcánicas (Nelson y González-Caver, 1992). La textura es arcillosa, franco arcillosa arenosa, franco arcillosa y franca con horizontes pocos desarrollados (Chizon, 1984). Los tipos de suelos en la región son luvisoles acrisoles (34.2%), andosoles (21 %), feozems (18%) y vertisoles (13%) (Campos, 2004). En las zonas altas de la Estación de Biología dominan los andosoles, suelos ligeramente ácidos (pH de 6.0 a 6.5) donde la mayoría del fósforo (91% a 96%) se encuentra retenido por la fracción coloidal (Sommer-Cervantes *et al.*, 2003).

Clima

La región de Los Tuxtlas es afectada por ciclones tropicales; y “nortes” (vientos provenientes del Golfo de México) entre los meses de noviembre a febrero. Es una de las zonas más lluviosas del país, con una precipitación media anual de entre 3,000 y 4,000 mm. A pesar de esto, la zona presenta un régimen de lluvias con una época húmeda de junio a febrero y una seca entre marzo y mayo (Figura 4). La temperatura media anual es de entre 24 y 26 °C; la temperatura mínima es de 16 °C durante el mes de enero y la temperatura máxima extrema varía entre 34 y 36 °C durante el mes de mayo. La clasificación climática de la Reserva de Los Tuxtlas es cálido-húmedo de tipo Am(f) en la parte más alta de la sierra, y Am en las partes más bajas (Soto y Gama, 1997; Guevara, 2010).

Vegetación

El tipo de vegetación en el sitio de estudio se clasifica como selva alta perennifolia (SAP) (Miranda y Hernández, 2016), o bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 2006). Aquí el dosel es denso, cerrado y presenta alturas de 30 a 35 m, siendo representado por especies como *Ficus yoponensis*, *Ocotea uxpanapana*, *Brosimum alicastrum* y *Nectandra ambigens*. En el estrato medio se encuentran especies arbóreas de menos de 20 m de altura como *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Pleuranthodendron lindenii* y *Pimenta dioica*.

Mientras que en el sotobosque dominan especies como *Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea pinnatifrons* y *C. alternans* (Bongers et al., 1988; Castillo-Campos y Laborde, 2004). Aunque existe una riqueza baja de palmas, éstas representan alrededor del 50% de la vegetación (Ibarra-Manríquez et al., 1997). Algunas especies que crecen en los Tuxtlas tras la formación de un claro son: *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Myriocarpa longipes* y *Urera caracasana* (Castillo-Campos y Laborde, 2004).

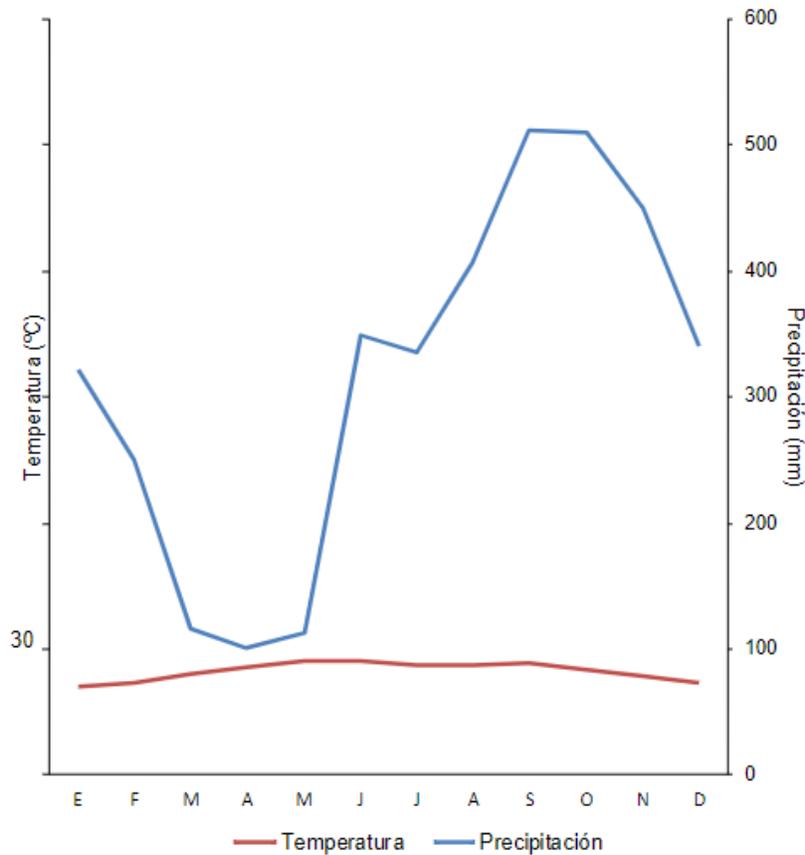


Figura 4. Climograma de la Estación Climatológica de la EBTLT de 1996 a 2015 (tomado de Baleón-Sepúlveda, 2021).

En total, en la Estación de los Tuxtlas se han reportado 943 especies, 545 géneros y 137 familias de plantas (Ibarra y Sinaca, 1995). La mayor diversidad se encuentra en las herbáceas (30%), seguida de las trepadoras (19%), arbustos (18%), árboles (17%) y las epífitas (16%) (Ibarra-Manríquez et al., 1997). Sin embargo, actualmente parte de la región de los Tuxtlas está formada por acahuales, zonas agrícolas, potreros y fragmentos de selva (Castillo-Campos y Laborde, 2004).

MUESTREO

Como la regeneración natural de un claro es un proceso ecológico que puede llegar a tomar largos periodos de tiempo; para este estudio utilicé el método de cronosecuencias. Este método sustituye espacio por tiempo al ocupar parcelas de diferentes edades que representan diferentes etapas de desarrollo del proceso ecológico a estudiar (Johnson y Miyanishi, 2008; Walker y Del Moral, 2011). En el caso de este estudio el proceso ecológico a estudiar sería la regeneración natural de los claros.

El muestreo fue realizado en septiembre de 2020, en época de lluvias, dentro de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” del Instituto de Biología de la UNAM. Seleccioné 15 claros formados por la caída de árboles o ramas con diferentes etapas de formación (Figura 5); los cuales posteriormente distribuí equitativamente en 3 grupos, según un gradiente de regeneración natural (determinado mediante los criterios descritos en la Tabla 2):

- Grupo C1 (5 claros formados entre 1 a 5 años): Sitios con la mayor apertura del dosel, mayor acumulación de materia orgánica pero menor grado de descomposición de esta. La vegetación del claro tiene presencia de individuos de *Heliocarpus appendiculatus*.
- Grupo C2 (5 claros formados entre 6 a 10 años): Sitios con apertura del dosel intermedia. La acumulación de la materia orgánica y el grado de descomposición de esta es intermedio. La vegetación del claro tiene presencia de individuos de *Heliocarpus appendiculatus* y *Nectandra ambigens*,
- Grupo C3 (5 claros formados entre 11 a 15 años): Sitios con la menor apertura del dosel, menor acumulación de materia orgánica y mayor grado de descomposición de esta. La vegetación del claro tiene mayor presencia de individuos de *Nectandra ambigens*.

Adicionalmente, se seleccionaron de manera aleatoria cinco sitios de referencia en la selva y ubicados al norte de los claros. Estos fueron denominados como Grupo S.

Tabla 2. Criterios utilizados durante el muestreo para clasificar a los claros en un gradiente de regeneración natural (Baleón-Sepúlveda, 2021).

Criterio	Descripción
Apertura del dosel	La mayor apertura del dosel la presenta el claro más joven, mientras que la menor apertura la presenta el claro más avanzado.
Grado de descomposición de la especie vegetal que formó el claro	El grado de descomposición más bajo lo presenta el claro más reciente; y el mayor, el claro más avanzado.
Acumulación de materia orgánica del suelo	Existe una mayor acumulación de materia orgánica en los claros recientes en comparación con aquellos que se encuentran en estados más avanzados de regeneración.
Especies vegetales indicadoras de la etapa de regeneración	Los claros de reciente creación presentan plántulas que requieren de la apertura de un claro para su germinación. En este caso se ocupó <i>Heliocarpus appendiculatus</i> como planta indicadora del estado de regeneración. Para los claros en etapas más avanzadas de regeneración se ocupó <i>Nectandra ambigens</i> como especie indicadora.
Observaciones en campo	Realizadas por Praxedis Sinanca (datos no publicados), quien poseía registro previo de las especies de plantas ubicadas en cada claro y amplia experiencia dentro del sitio de estudio.

Se midió la pendiente, altitud, georeferenciación y el diámetro de los claros muestreados (anexo 1). A partir del diámetro obtenido, se calculó el área total de cada claro. En cada claro, se trazó un cuadro de 5 x 5 cm, en el centro tomé una sola muestra de suelo con un nucleador de 8 cm de diámetro por 16.5 cm de profundidad. De manera similar se tomaron muestras en 5 sitios ubicados en la selva madura, los cuales se ocuparon como puntos de referencia.

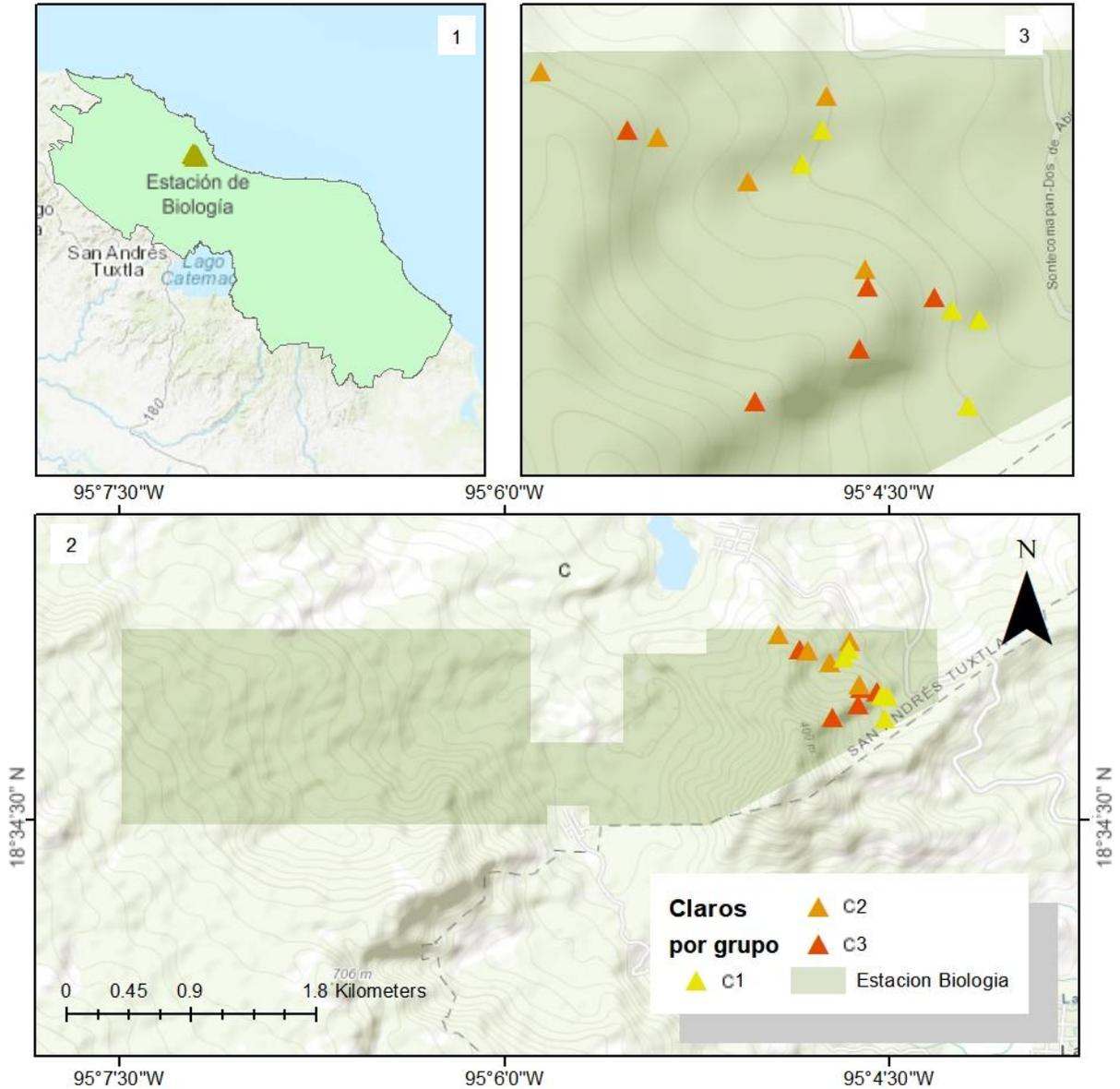


Figura 5. 4.1. Ubicación de la la EBTLT. 4.2. Ubicación de los claros dentro de la EBTLT. 4.3. Claros muestreados, agrupados en los grupos C1, C2 y C3 definidos por los criterios mostrados en la Tabla 1. Fuente: Elaboración propia sobre la base de datos de Baleón-Sepúlveda (2021) y con ayuda del software ArcMap 10.5.

ANÁLISIS DE MUESTRAS

Las muestras de suelo de los claros y la selva madura las mantuve en refrigeración a 3 °C hasta que fueron procesadas en el Laboratorio de Ecología del suelo, Facultad de Ciencias, UNAM. De las muestras obtuve la longitud de micelio extrarradical y el porcentaje de colonización intrarradical.

Longitud de Micelio Extrarradical (ME)

De cada muestra recolectada, separé 50 g de suelo húmedo, los cuales se tamizaron con un tamiz de 2.2 mm de apertura. De este suelo tamizado se tomaron 5 g para extraer el micelio extrarradical por medio de la técnica de Miller Jastrow (1998) y modificada por Jasso (2010) y Sánchez-Prager *et al.* (2010) (Anexo 3). De cada muestra se obtuvieron 3 membranas de nitrocelulosa con las que se realizó la cuantificación del micelio extrarradical total mediante la técnica de Jakobsen (1998) (Anexo 4).

Adicionalmente, se tomaron otros 5 g del suelo tamizado para obtener el peso seco, dato que fue utilizado en la cuantificación de la longitud del micelio extrarradical. Para este procedimiento, el suelo fue secado en una estufa a 105°C durante 72 horas. Pasado este tiempo, el suelo fue pesado de nuevo para calcular la pérdida de humedad de cada muestra mediante el método gravimétrico.

Porcentaje de colonización intrarradical (CI)

Para estimar el porcentaje de colonización intrarradical se colectaron todas las raíces finas terminales, con un diámetro menor a 2 mm aproximadamente, que se encontraron dentro de cada muestra y se almacenaron en bolsas de polietileno hasta que fueron procesadas. Estas raíces se caracterizan por no presentar un crecimiento secundario, por lo que los HMA usualmente están asociados a ellas en los primeros 30 cm del perfil del suelo (Manoharachary y Kunwar, 2002).

Una vez colectadas las raíces, se tiñeron con azul de tripano mediante la técnica descrita por Phillips y Hayman (1970) (Anexo 5). De cada muestra se obtuvieron los porcentajes de colonización de cada estructura: hifas, vesículas, esporas, ovillos y arbusculos; así como el porcentaje de colonización total.

Propiedades físicas y químicas del suelo

Las variables químicas y físicas del suelo de los sitios de muestreo (Anexo 1) fueron medidas por Baleón-Sepulveda (2021). Los análisis se llevaron a cabo en el laboratorio de Agua y Suelo Sustentables, del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM ubicado en Morelia. Los métodos ocupados para medir cada variable fueron:

- Para medir el pH del suelo, se tomaron 5 g de este y se pusieron en agua desionizada para formar una solución 1:10 p/v, la cual se agitó durante 30 min y fue medida con un potenciómetro calibrado (Willard *et al.*, 1974).
- La materia orgánica del suelo (MOS) se midió mediante el método de oxidación de las formas activas de carbono orgánico en el suelo con dicromato y ácido sulfúrico de Walkley y Black (1947).
- Los ortofosfatos (PO₄⁻) se obtuvieron con la solución extractora de Mehlich III (Mehlich, 1984) siguiendo la técnica modificada por Mehlich (1984). Fueron leídos en un autoanalizador III-Bran+Luebbe (Technicon Industrial System, 1977) tras ser pasados por papel filtro Whatman 42 y desarrollar el color con molibdato de amonio.
- La determinación tanto de los nitratos (NO₃⁻) como el amonio (NH₄⁺) se obtuvieron mediante el método de Robertson *et al.* (1999) y utilizando KCl como solución extractora. Estos extractos se leyeron en un autoanalizador III-Bran+Luebbe (Technicon Industrial System, 1977) después de haber sido filtrados a través de papel filtro Whatman 1.
- El contenido hídrico del suelo se calculó mediante el método gravimétrico (Aguilera, 1989), el cual se basa en la diferencia de peso entre el suelo húmedo y el suelo secado en una estufa hasta peso constante a 105°C.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Los datos obtenidos fueron analizados usando el software de análisis estadístico R versión 4.0.2 (Development Core Team, 2020). Las diferencias se consideraron significativas a $p < 0.05$. Comprobé la normalidad y homogeneidad de varianzas de todos los datos mediante la prueba de Shapiro-Wilk y la prueba de Levene, respectivamente. Las graficas fueron realizadas con el software de análisis estadístico R versión 4.0.2 (Development Core Team, 2020).

Longitud de micelio extrarradical (LME)

Para analizar si existían diferencias en los datos de longitud de micelio extrarradical (LME), entre los diferentes grupos de claros (C1, C2, C3) y el grupo de referencia (selva), se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis. En caso de que se presentaran diferencias

significativas entre los factores o en su interacción, procedí a aplicar una prueba de comparación múltiple de medias de Tukey.

Porcentaje de colonización intrarradical (CI)

A los datos obtenidos del porcentaje de colonización intrarradical (CI) se les aplicó una prueba de Kruskal-Wallis para analizar si existían diferencias entre las diferentes etapas de regeneración de los datos de porcentaje colonización intrarradical por cada estructura y porcentaje de colonización intrarradical total.

Propiedades físicas y químicas del suelo y propiedades de los claros.

Para analizar la posible relación entre los factores abióticos de los claros con la longitud de micelio extrarradical y el porcentaje de colonización intrarradical, se realizaron regresiones lineales simples entre longitud del micelio extrarradical y la colonización intrarradical, de manera independiente, contra los datos de humedad, pH, materia orgánica del suelo (MOS), fósforo (PO_4^-), nitratos (NO_3^-), amonio (NH_4^+), área del claro, pendiente y altitud.

Posteriormente, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para determinar aquellos factores que tuvieran mayor impacto en los resultados obtenidos. Se consideró el pH, MOS, fósforo, nitrato (N- NO_3), amonio (N- NH_4), la temperatura (T) y las dos variables bióticas fúngicas.

RESULTADOS

LONGITUD DE MICELIO EXTRARRADICAL

La longitud de micelio extrarradical no fue estadísticamente distinta ($\chi^2_{(3)} = 2.2739$; $p > 0.05$) entre los 3 grupos de claros y la selva. Las longitudes promedio de los claros variaron del grupo C1 con el promedio más bajo $5.62 (\pm 2.7 \text{ mg}^{-1})$, al grupo de claros C3 con la longitud promedio más alta con un valor de $6.09 (\pm 2.5 \text{ mg}^{-1})$. Por otro lado, la selva presenta un valor menor a los tres grupos de claros con $4.82 (\pm 1.5 \text{ mg}^{-1})$ (Figura 6).

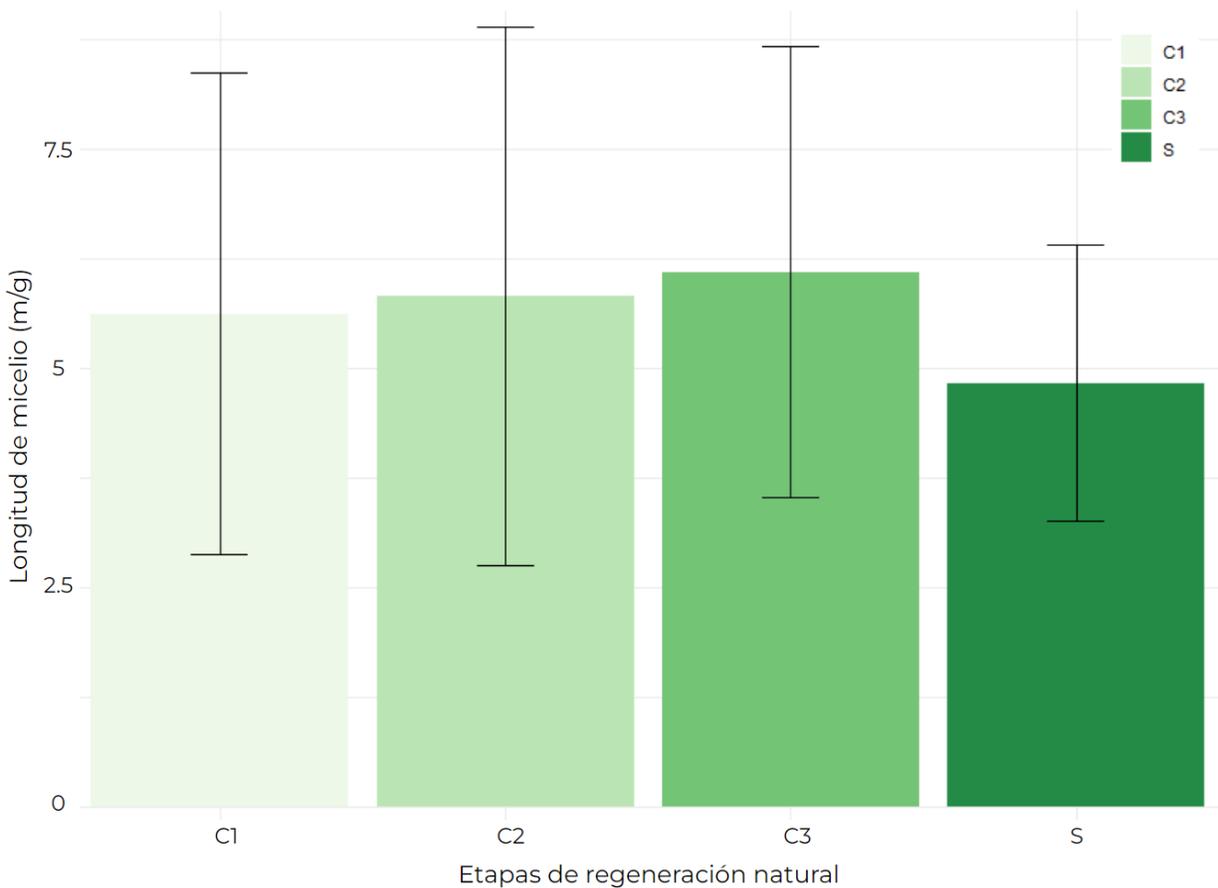


Figura 6. Longitud promedio del micelio extrarradical (mg^{-1}) y desviación estándar comparando los 3 grupos de claros (C1= claros de 1-5 años, C2= claros de 6-10 años y C3= claros de 11 a 15 años) y la selva.

PORCENTAJE DE COLONIZACIÓN INTRARRADICAL

En el Anexo 6 se encuentran algunas imágenes de las estructuras teñidas con azul de tripano que fueron observadas al microscopio en este trabajo y que fueron cuantificadas para obtener el porcentaje de colonización intrarradical.

Colonización intrarradical total

La colonización intrarradical total promedio es alta, alrededor del 70%, tanto para los claros como para la selva; excepto para el grupo de claros C3, el cual posee un porcentaje promedio de colonización total del 48.8% ($\pm 12.7\%$). La prueba de Kruskal-Wallis no indicó diferencias significativas ($X^2_{(3)} = 5.065$; $p > 0.05$) entre los grupos de regeneración natural y la selva (Figura 7).

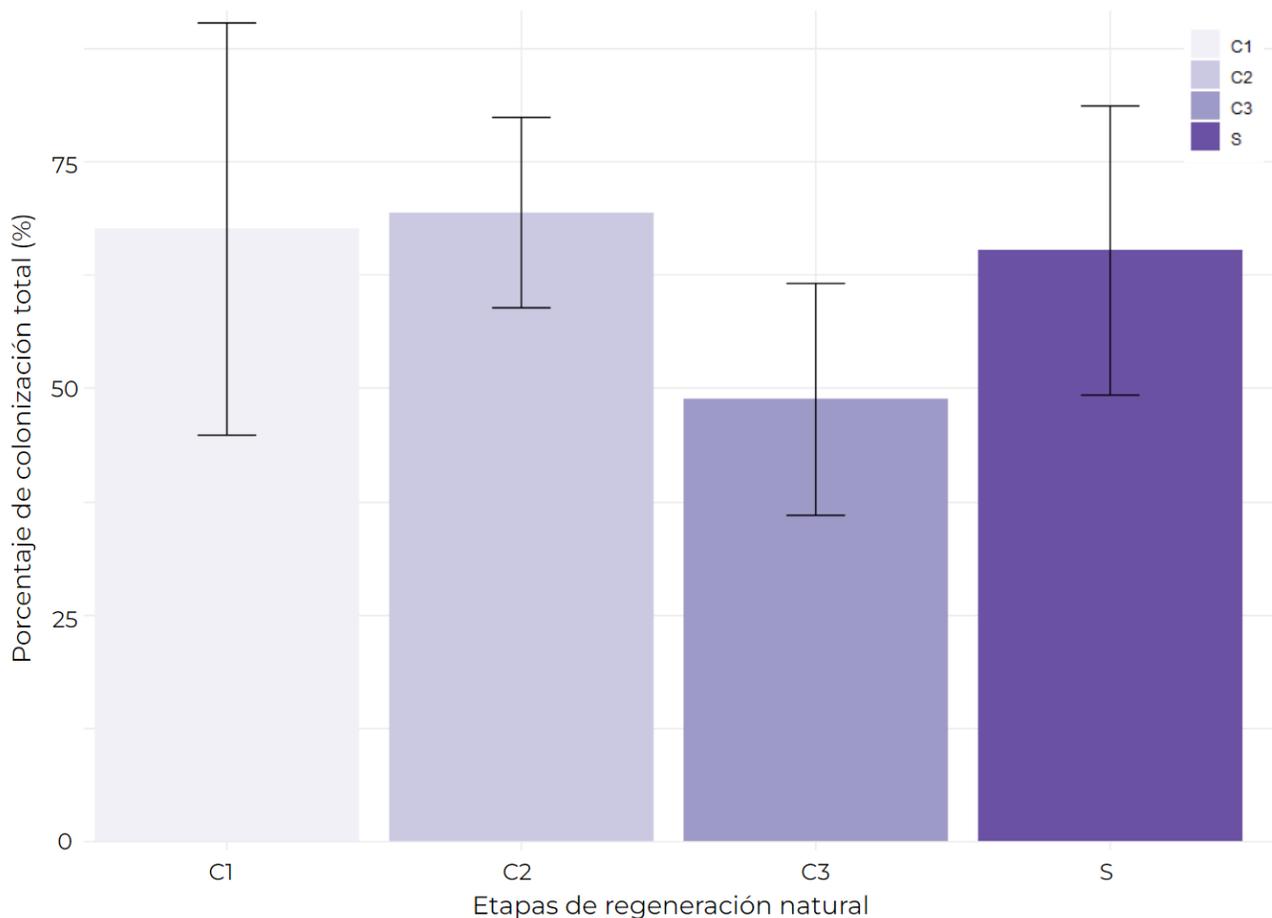


Figura 7. Porcentaje promedio de la colonización intrarradical total y desviación estándar comparando los 3 grupos de claros (C1= claros de 1-5 años, C2= claros de 6-10 años y C3= claros de 11 a 15 años) junto con la selva.

Colonización intrarradical por estructuras

De manera general, el grupo de claros C3, obtuvo los promedios más bajos de colonización en cada una de las estructuras intrarradicales analizadas en este trabajo. Las hifas intrarradicales fueron la estructura más abundante en la colonización intrarradical, las cuales alcanzaron porcentajes del 46.2% ($\pm 5.2\%$) en el grupo de claros C3 y alrededor del 60% para el resto de claros y la selva (Figura 8). La prueba de Kruskal Wallis para los datos de colonización por hifas no mostró diferencia alguna entre los tres grupos de claros y el grupo de selva, con un valor de $X^2_{(3)} = 4.295$ y $p > 0.05$ (Figura 8).

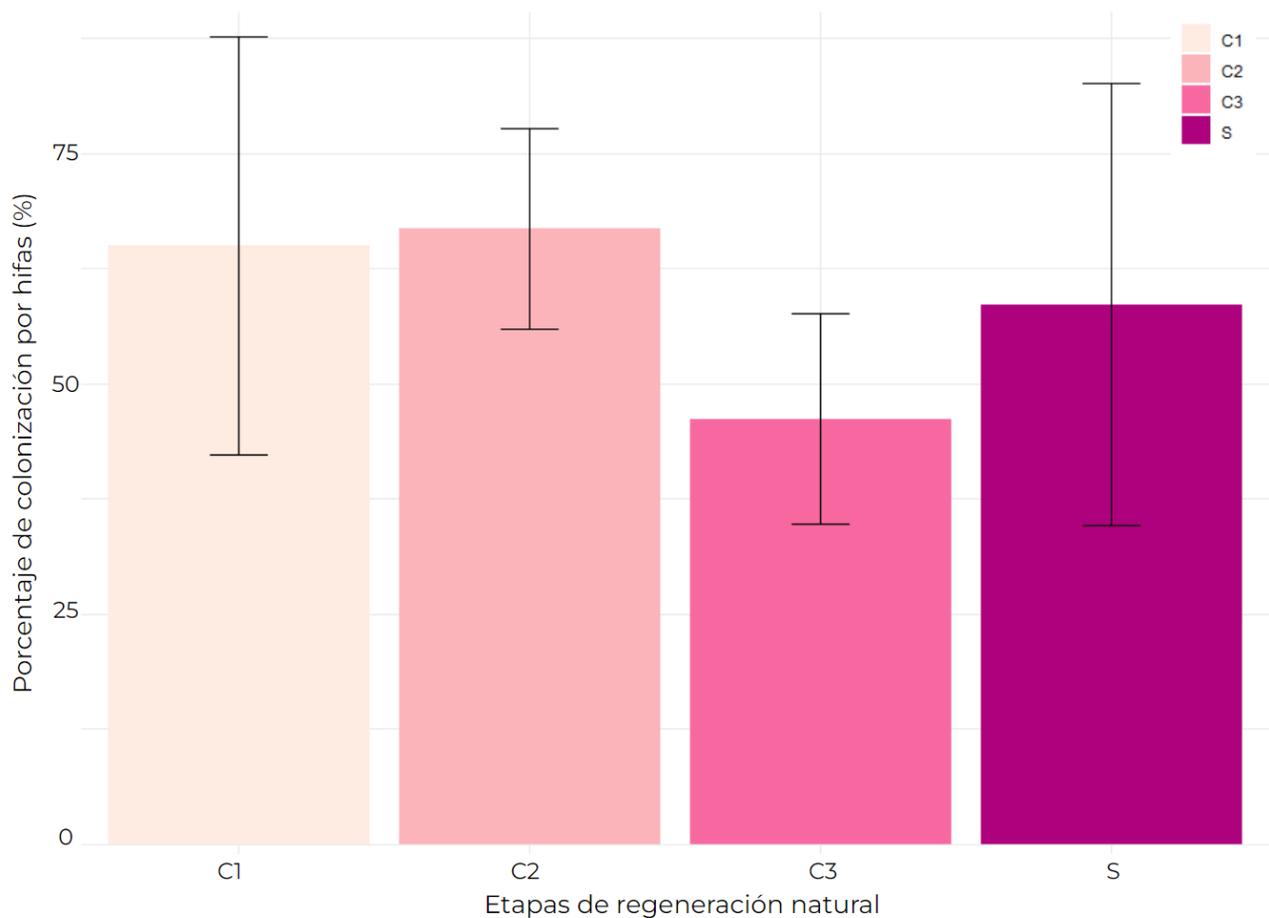


Figura 8. Porcentaje promedio de la colonización intrarradical por hifas (%) y desviación estándar comparando los 3 grupos de claros (C1= claros de 1-5 años, C2= claros de 6-10 años y C3= claros de 11 a 15 años) y la selva.

En el caso de la colonización intrarradical por vesículas (Figura 9) el porcentaje fue alto en claros iniciales, grupo C1 con 22.6% ($\pm 17.3\%$) y grupo C2 con 14% ($\pm 14\%$) y bajo en el grupo de claros C3 con un valor de 10.8% ($\pm 7.9\%$), se observa una disminución del porcentaje conforme avanza la regeneración natural. La selva posee altos porcentajes de vesículas con un 17.4% ($\pm 6.5\%$). Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre ellos ($X^2_{(3)} = 2.689$; $p > 0.05$).

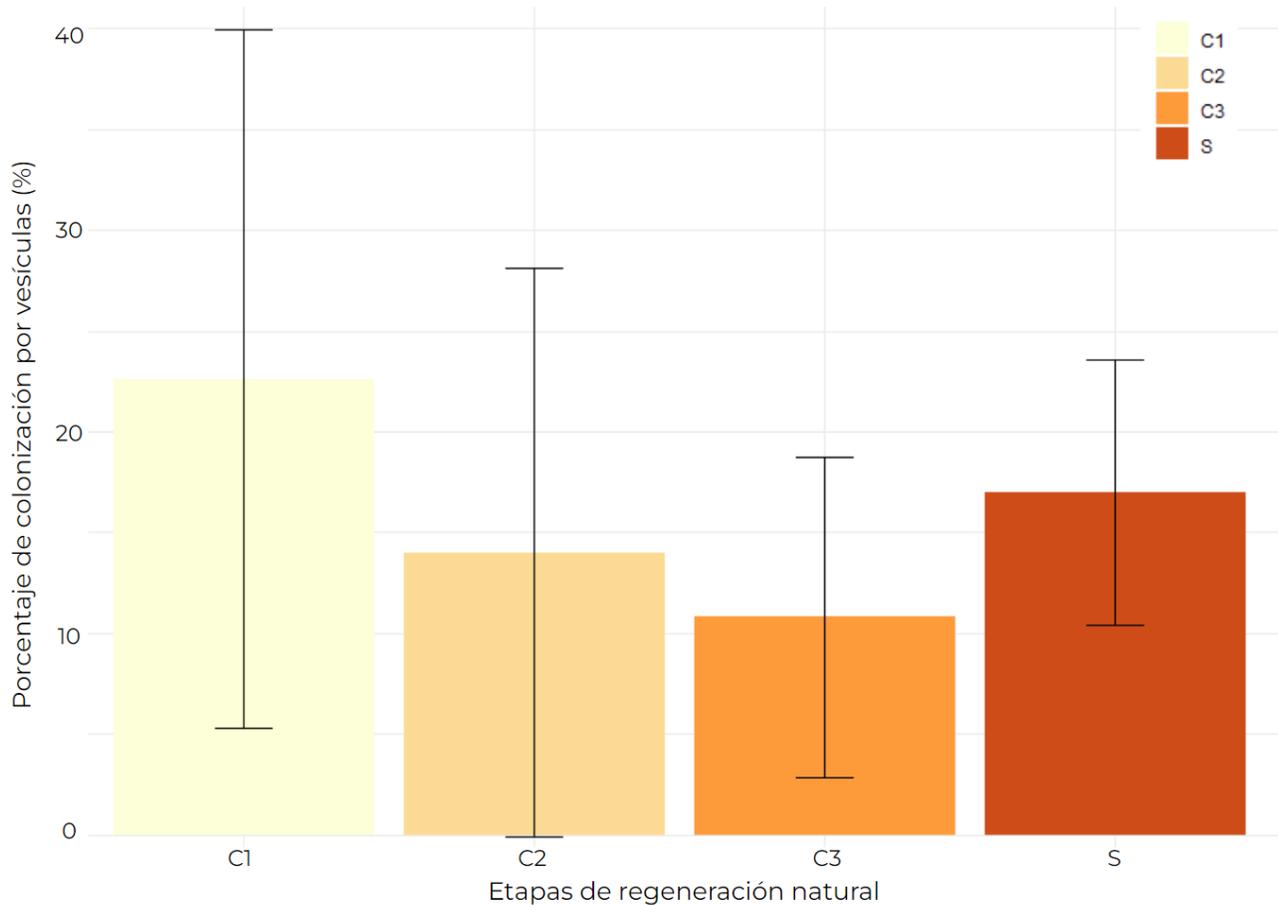


Figura 9. Porcentaje promedio de la colonización intrarradical por vesículas (%) y desviación estándar comparando los 3 grupos de claros (C1= claros de 1-5 años, C2= claros de 6-10 años y C3= claros de 11 a 15 años) y la selva.

Por su parte, el ANOVA de la colonización por ovillos indicó igualmente diferencias no significativas entre los estados de regeneración ($X^2_{(3)} = 6.227$; $p > 0.05$) (Figura 10). Se observó un número mayor de estructuras en la selva (4.2% $\pm 6\%$) en comparación con los 3 grupos de claros (C1= 2% $\pm 1.5\%$, C2= 5% $\pm 5.3\%$, C3= 1.2% $\pm 1.5\%$).

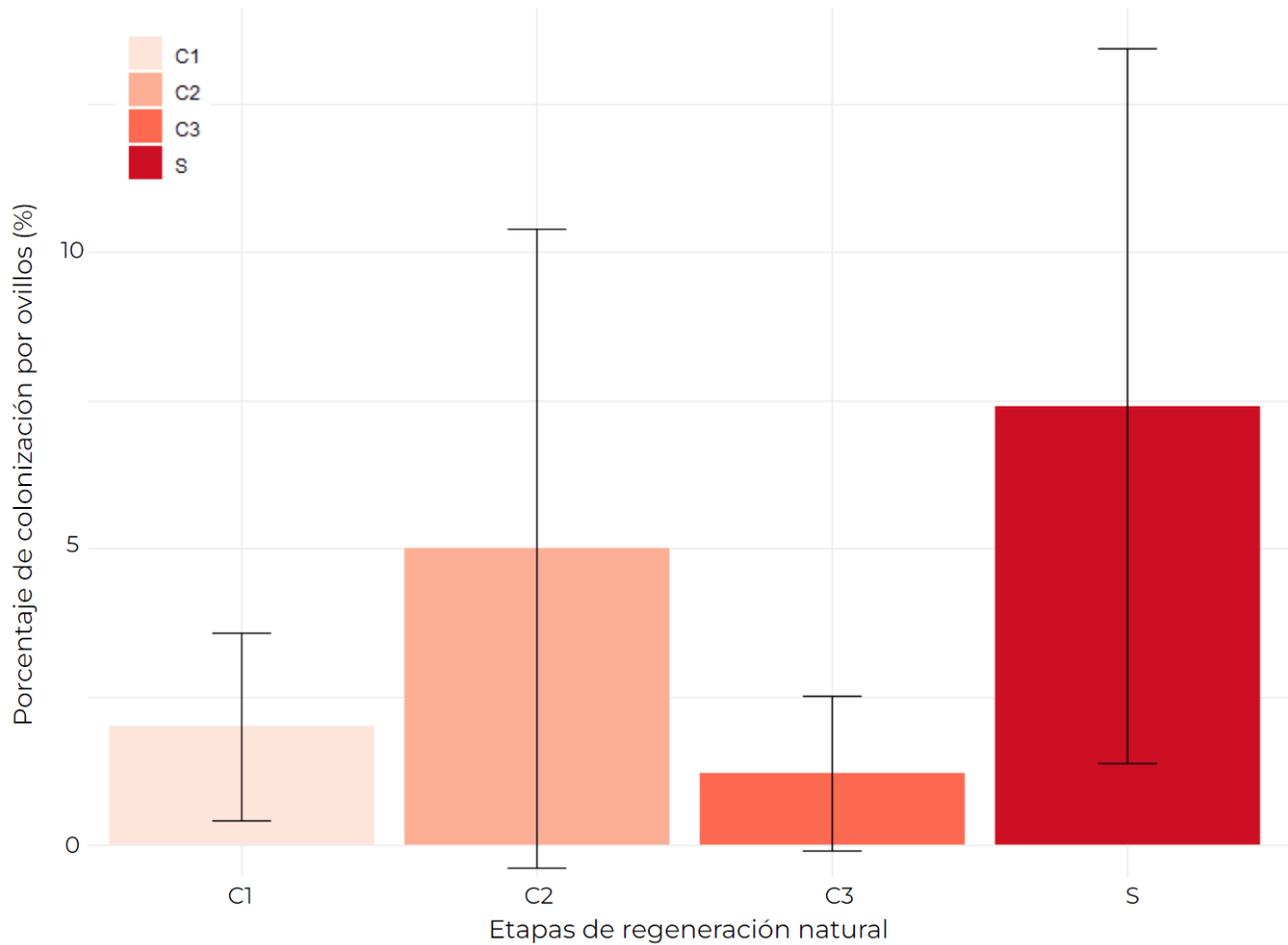


Figura 10. Porcentaje promedio de la colonización intrarradical por ovillos (%) y desviación estándar comparando los 3 grupos de claros (C1= claros de 1-5 años, C2= claros de 6-10 años y C3= claros de 11 a 15 años) y la selva.

El valor de la media de colonización por arbusculos en claros más alto fue para el C2 con 2.4% ($\pm 2.1\%$), mientras que el valor medio más bajo fue del C3 con 0.4% ($\pm 0.89\%$). La selva también tiene valores similares al C2 con 2.8% ($\pm 3.3\%$). Por otro lado, para el caso de la colonización por esporas, la media fue de 13% tanto para el grupo de claros C2 ($\pm 9.8\%$) y C3 ($\pm 4.3\%$). El grupo C1, en cambio, tuvo una media de colonización del 5.2% ($\pm 2.9\%$).

En ambos casos la prueba de Kruskal-Wallis mostró que no hubo diferencias significativas, entre las etapas analizadas (arbusculos: $X^2_{(3)} = 3.0343$, $p > 0.05$; esporas: $X^2_{(3)} = 3.4724$, $p > 0.05$) (Figura 11).

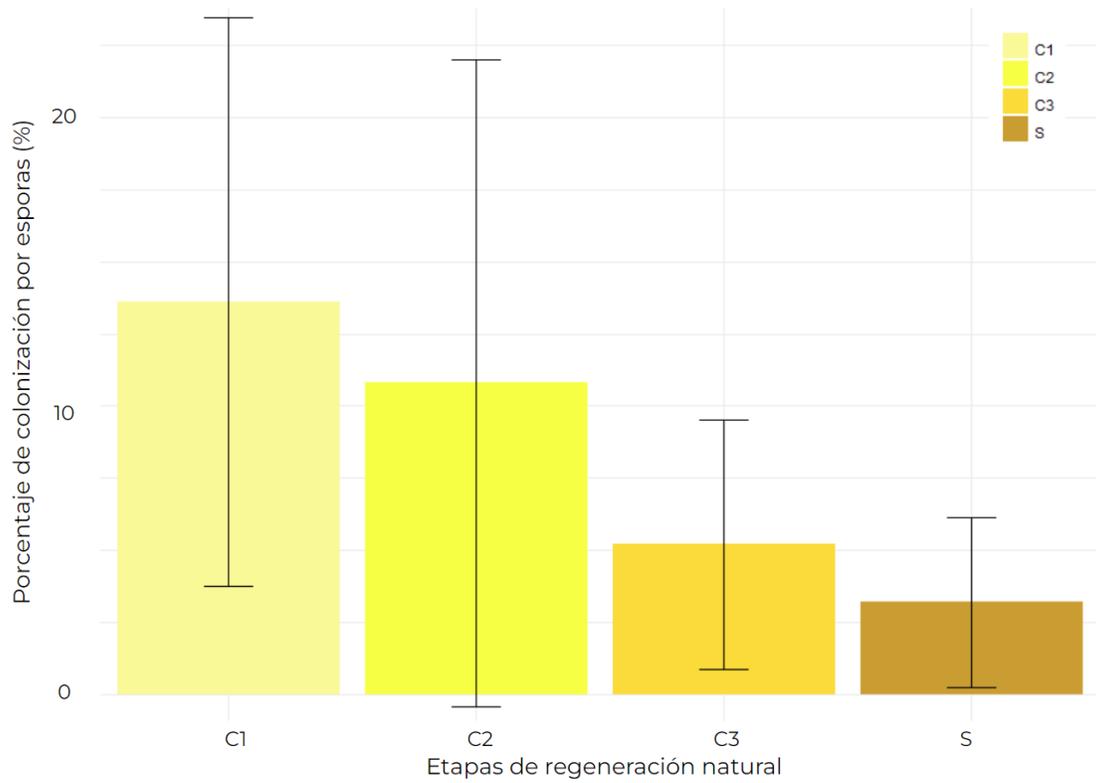
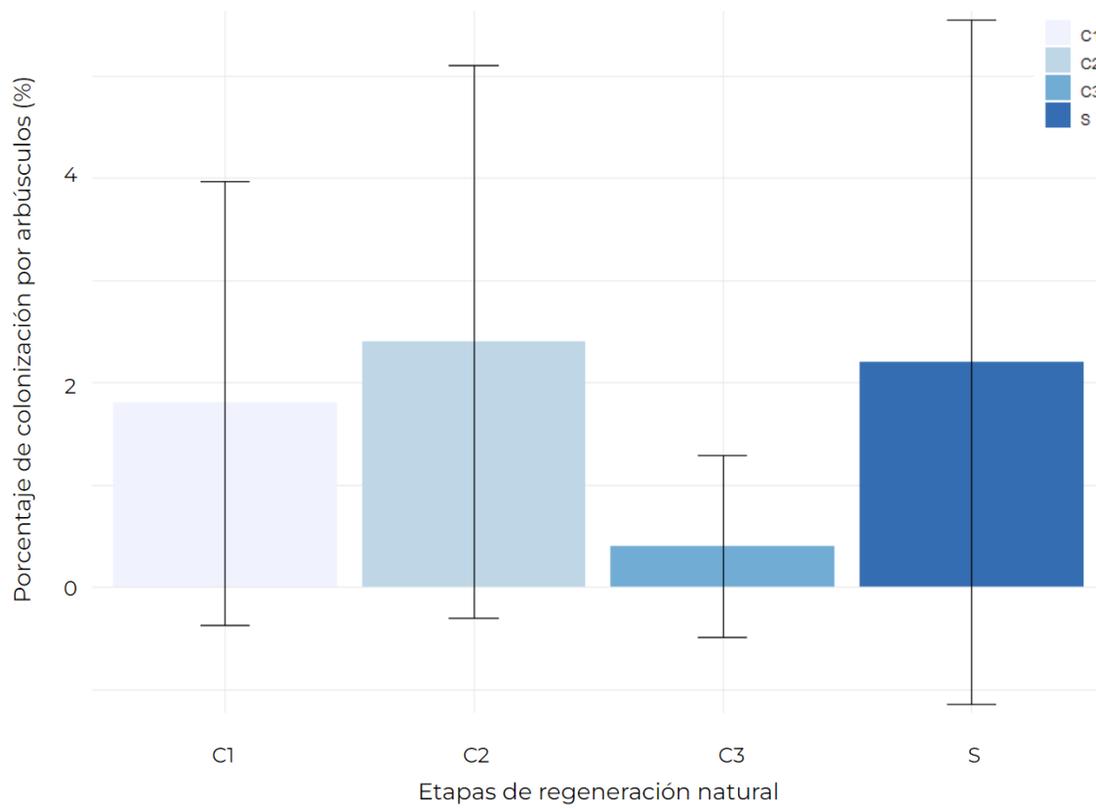


Figura 11. Porcentaje colonización intraradical por ovillos (azul) y esporas (amarillo) y su respectiva desviación estándar, comparando los 3 grupos de claros (C1, C2 y C3) y la selva (S).

RELACIÓN ENTRE VARIABLES BIÓTICAS Y ABIÓTICAS

Longitud de micelio extrarradical (LME)

Al evaluar si existe una relación entre las propiedades del suelo y de los claros con la longitud de micelio extrarradical (Tabla 3), la única relación que fue significativa fue aquella entre la materia orgánica del suelo y la LME, siendo lineal, y directamente proporcional $F_{(1,18)} = 12$, $p=0.0027$ con una $R^2= 0.4$ (Figura 12).

Tabla 3. Valores de R^2 obtenidos de la regresión lineal entre la longitud del micelio extrarradical (LME) (mg^{-1}) y las variables físicas y químicas edáficas, así como las propiedades del claro. MOS= materia orgánica del suelo, PO_4^- = fósforo, NO_3^- = nitrato, NH_4^+ = amonio; ** = $p < 0.01$

	Humedad	pH	MOS	PO_4^-	NO_3^-	NH_4^+	Altitud	Pendiente	Área
LME	0.012 ^{n.s}	4.2e-06 ^{n.s}	0.4 **	0.084 ^{n.s}	0.002 ^{n.s}	0.037 ^{n.s}	0.081 ^{n.s}	0.039 ^{n.s}	0.082 ^{n.s}

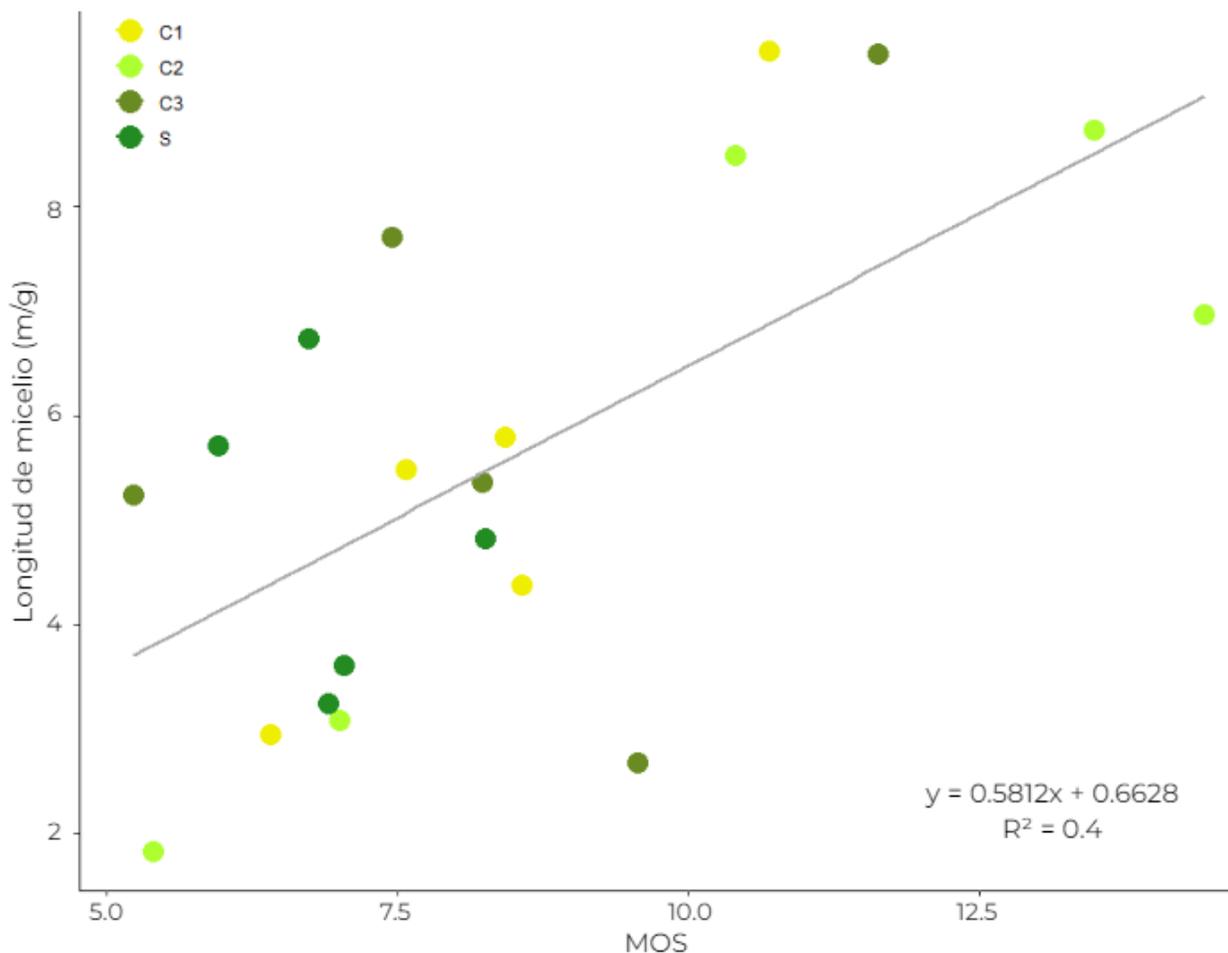


Figura 12. Relación entre la longitud de micelio extrarradical (LME) (mg^{-1}) y la materia orgánica del suelo (MOS)

Porcentaje de colonización intrarradical

Para el porcentaje de colonización intrarradical (Tabla 4), la regresión lineal entre el porcentaje de esporas y el PO_4^- fue significativa ($F_{(1,18)} = 7.159$, $p=0.015$) y directamente proporcional con una R^2 de 0.284 (Figura 13).

Tabla 4. Valores de R^2 obtenidos de la regresión lineal entre el porcentaje de colonización intrarradical (%) y las variables físicas y químicas edáficas, así como las características del claro. % H = porcentaje de hifas, % V = porcentaje de vesículas, % E = porcentaje de esporas, % O = porcentaje de ovillos, % A = porcentaje de arbuscúlos y % T = porcentaje total. En negritas se señalan las regresiones lineales significativas (* = $p < 0.05$).

	Humedad	pH	MOS	PO_4^-	NO_3^-	NH_4^+	Altitud	Pendiente	Área
% H	0.009	---	0.014	0.11	0.004	0.034	0.073	0.004	0.01
% V	1.23e-05	0.043	0.014	0.047	0.047	0.02	0.004	0.034	0.12
% E	0.004	0.054	0.014	0.284*	0.0001	0.005	6.94e-05	0.081	0.036
% O	0.028	---	0.044	0.025	2.89e-05	0.019	0.068	0.102	0.059
% A	---	---	---	---	---	---	---	0.141	---
% T	0.010	---	0.003	0.071	0.002	0.009	0.075	0.001	0.024

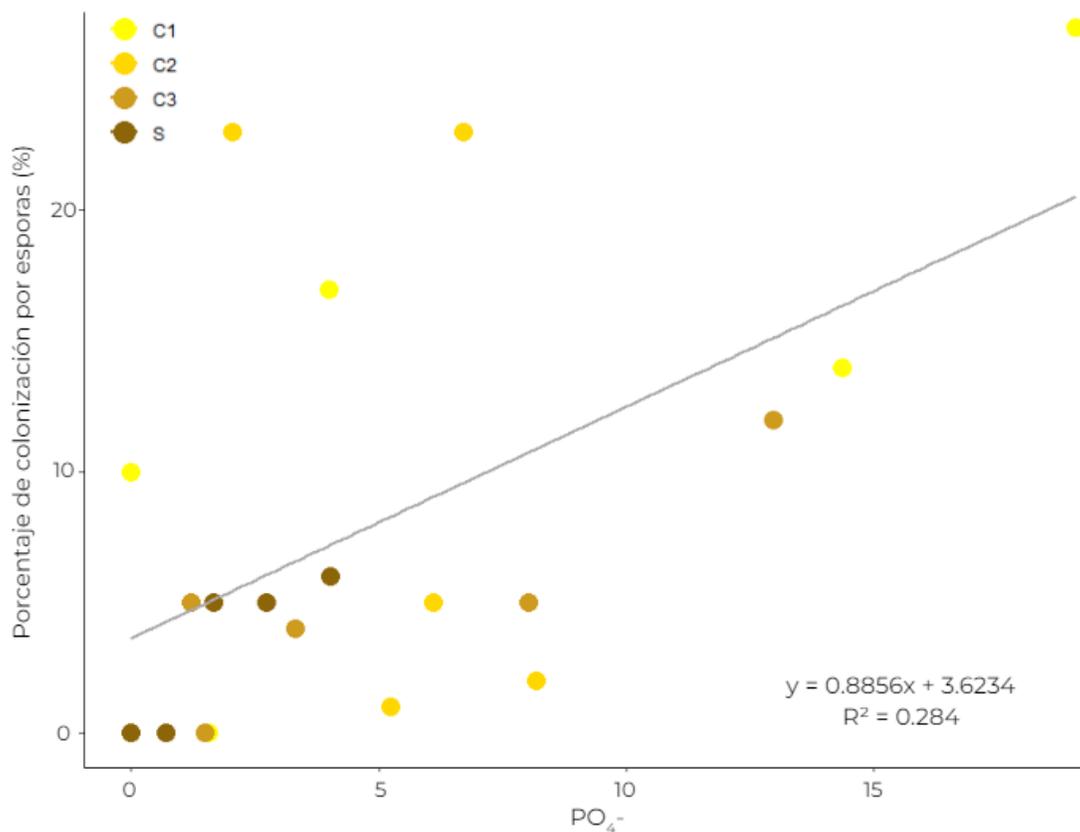


Figura 13. Relación entre el porcentaje de colonización por esporas (%) y las concentraciones de PO_4^-

Para aquellos datos que no cumplieron con los supuestos de normalidad y homogeneidad se aplicó la prueba correlación por rangos de Spearman. Todas las correlaciones no fueron significativas (Tabla 5); pero la correlación entre el pH y el porcentaje de hifas fue marginalmente significativa ($p = 0.06$) (Figura 14) con una $\rho = 0.420$.

Tabla 5. Valores de ρ de Spearman obtenidos de la regresión lineal entre el porcentaje de colonización intrarradical (%) y las variables físicas y químicas edáficas, así como las características del claro. % H = porcentaje de hifas, % O = porcentaje de ovillos, % A = porcentaje de arbusculos y % T = porcentaje total. " $\rightarrow p = 0.06$ (marginalmente significativo)

	Humedad	pH	MOS	PO ₄ ⁻	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	Altitud	Área
% H	---	0.420 "	---	---	---	---	---	---
% O	---	-0.0619	---	---	---	---	---	---
% A	-0.021	-0.061	0.277	0.277	0.011	-0.127	0.3161	-0.188
% T	---	0.365	---	---	---	---	---	---

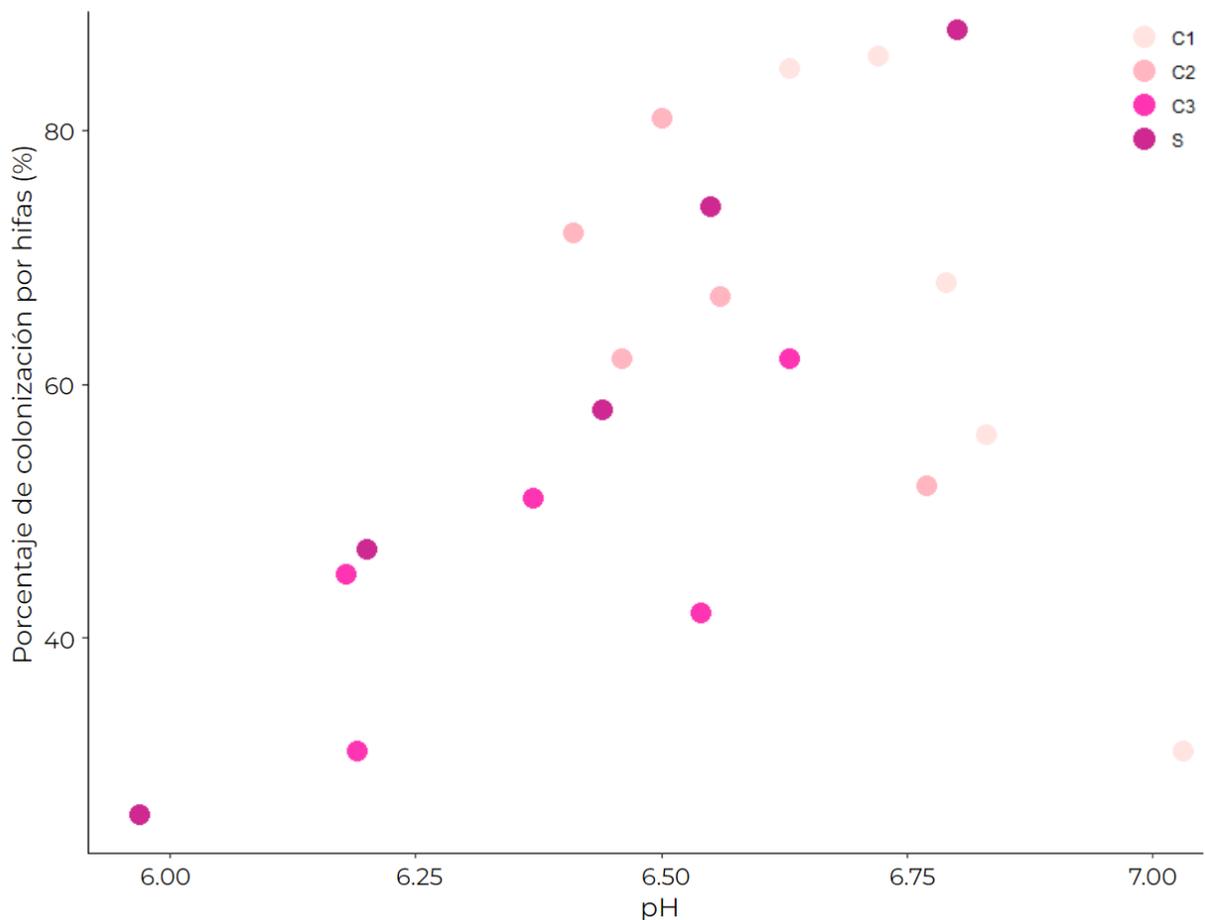


Figura 14. Relación marginalmente significativa entre el porcentaje de colonización por hifas (%) y el pH

ANÁLISIS MULTIVARIADO

El análisis de componentes principales (ACP) formó 12 componentes principales a partir de las variables del suelo y las características de los claros que explican el 100% de la varianza, los cuales se pueden observar en la Tabla 6.

Los primeros tres componentes del análisis explican en conjunto el 61% de la variación observada en los datos de longitud del micelio extrarradical y la colonización intrarradical de los 3 grupos de sitios ubicados en claros y del grupo ubicado en la selva.

Tabla 6. Componentes principales, su desviación estándar y su contribución acumulada (% de varianza) obtenidos del análisis de componentes principales.

	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5	CP6	CP7	CP8	CP9	CP10	CP11	CP12
Desviación estándar	1.727	1.573	1.366	1.161	1.066	0.743	0.702	0.660	0.592	0.435	0.328	0.233
Varianza de cada eje	0.248	0.206	0.155	0.112	0.094	0.046	0.041	0.036	0.029	0.015	0.008	0.004
% varianza acumulado	0.248	0.455	0.610	0.723	0.817	0.863	0.905	0.941	0.970	0.986	0.995	1.000

Para el componente principal 1 (CP1) las variables que más contribuyeron a él, son la pendiente (-0.442) y la altitud (-0.415), así como la cantidad de nitratos (NO_3^-) en el suelo (-0.408) (Tabla 7).

Mientras tanto, para el componente principal 2 (CP2) las variables que explicaron en mayor proporción los datos fue: la colonización intrarradical, dada por el porcentaje de colonización por vesículas (-0.441) y el porcentaje por hifas (-0.434); así como la concentración de amonio en el suelo (-0.389) (NH_4^+) (Tabla 7).

Por último, para el componente principal 3 (CP3) los valores de contribución más altos fueron: el área del claro (0.496), la longitud del micelio extrarradical (0.471) y la materia orgánica del suelo (0.449) (Tabla 7).

Tabla 7. Resumen de los valores de contribución de las variables a los tres primeros componentes principales obtenidos del análisis multivariado; los datos sombreados indican aquellas tres variables que más aportan a los componentes (>0.40).

Variables	CP1	CP2	CP3
Humedad	0.355	-0.155	0.264
pH	-0.236	-0.294	-0.167
MOS	-0.155	-0.323	0.449
PO ₄ ⁻	-0.252	-0.280	-0.035
NO ₃ ⁺	-0.408	0.202	0.107
NH ₄	0.304	-0.389	0.260
Altitud	-0.415	-0.092	-0.014
Pendiente	-0.442	0.215	-0.008
Área	-0.126	0.154	0.496
LME	-0.220	-0.222	0.471
Hifas	-0.190	-0.434	-0.215
Vesículas	-0.025	-0.441	-0.322

En la Figura 15 donde se grafica el PC1 contra el PC2 observamos los grupos C3 y S parcialmente delimitados, los grupos que correspondientes a los claros de la etapa C1 y C2 se sobrelapan entre sí.

Los sitios de C2 son claramente muy heterogéneos, por lo que sus características se comparten con los otros tres grupos. El C3 se separa fuertemente del C1 dado que el primero tiene una alta humedad del suelo y altas concentración de amonio, así como bajo porcentaje de vesículas e hifas. Por otro lado, el C1 presenta bajos valores relacionados con la colonización de los hongos micorrizógenos arbusculares, así como alto contenido de materia orgánica del suelo y pH básico. Por su parte, los sitios de selva (S) comparten características con estos dos grupos, como valores bajos de longitud de micelio y porcentaje de hifas intrarradicales, bajas concentraciones de fósforo disponible y alto contenido de humedad y amonio.

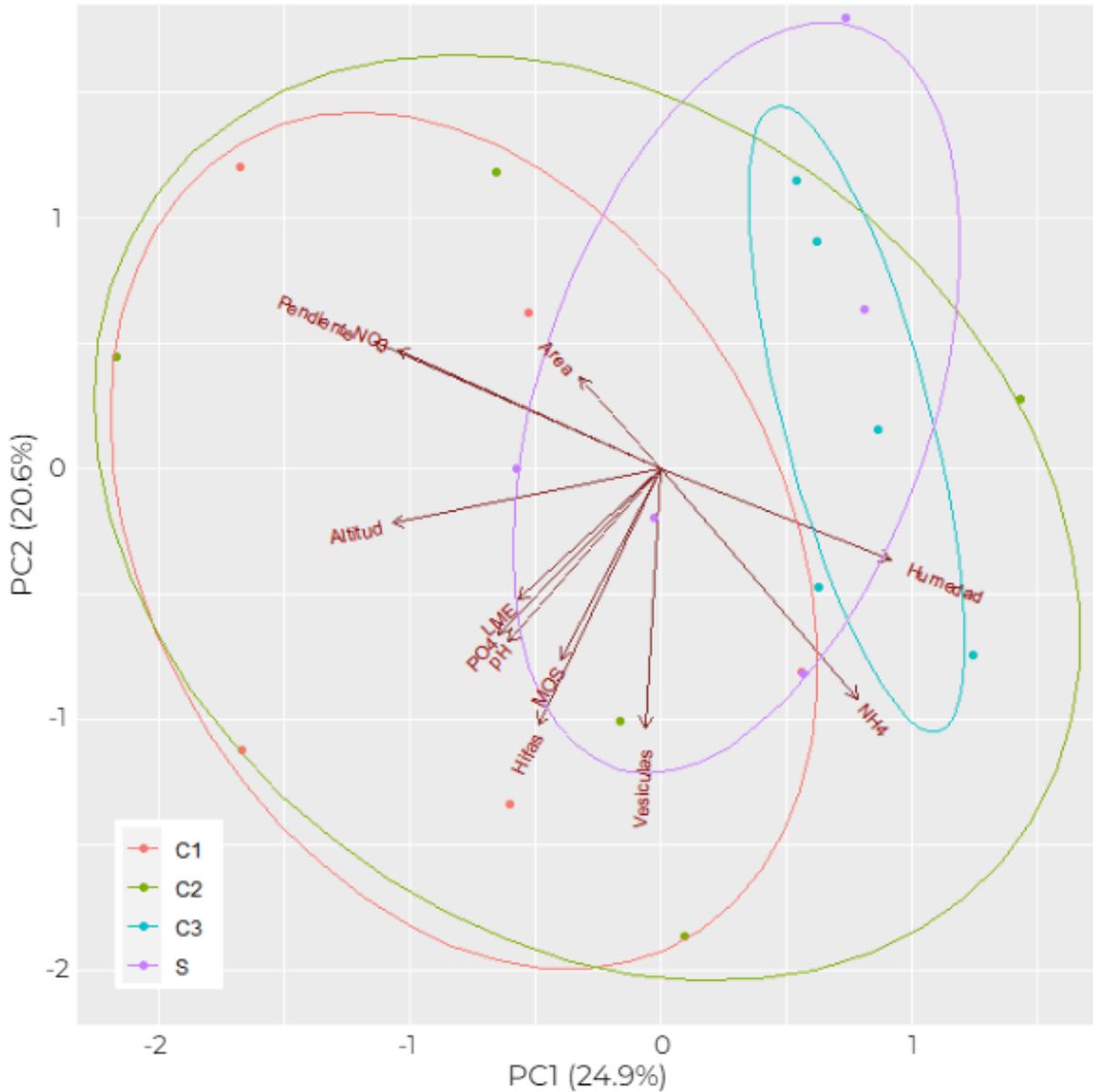


Figura 15. Gráfica con el componente principal 1 (PC1) contra el componente principal 2 (PC2).

En el caso de la figura 16 del PC1 contra el PC3 podemos observar una delimitación fuerte de los sitios de selva (S) y el grupo de claros C3, quienes se separan del resto debido a los altos valores de humedad y de contenido de amonio. A su vez, el grupo S se separa debido a que presenta altos valores de colonización intrarradical por vesículas en comparación con el grupo C3, el cual además presenta altos valores de MOS, LME y Área del claro. El grupo C3 se separa por completo del C1, ya que este último presenta bajos valores de amonio y humedad en el suelo pero bajos valores de colonización intrarradical

por hifas, concentraciones de pH, fósforo y nitratos, así como poca pendiente y altitud de los claros.

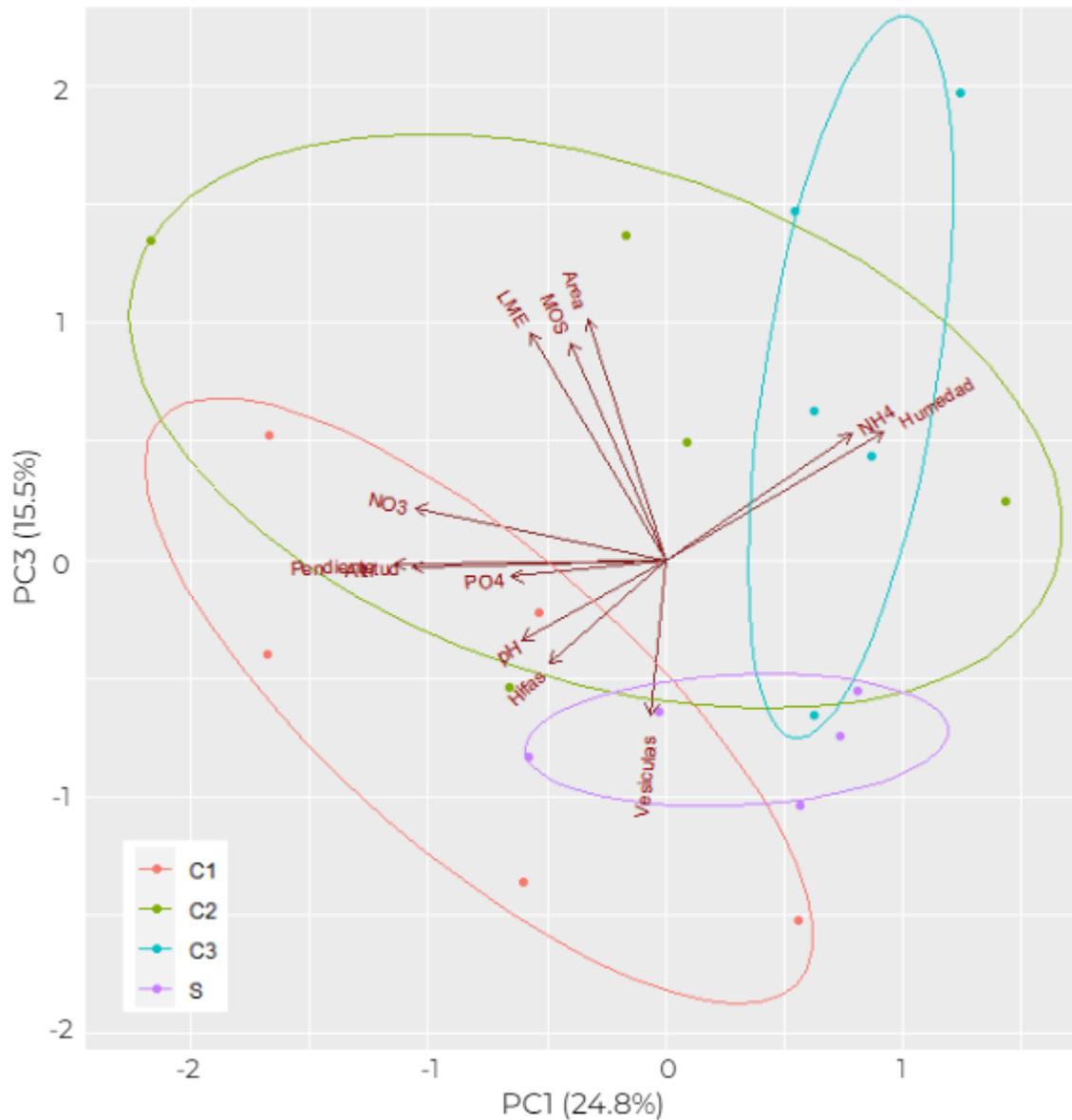


Figura 16. Gráfica con el componente principal 1 (PC1) contra el componente principal 3 (PC3).

Por último, en la figura 17, en donde se comparó al PC2 con el PC3 el único grupo que se separa del resto es el de las selvas (S) debido a los bajos valores de las variables de LME, Humedad, MOS y NH_4 del suelo. Los tres grupos de claros permanecen sobrelapados debido a la alta heterogeneidad que presentan.

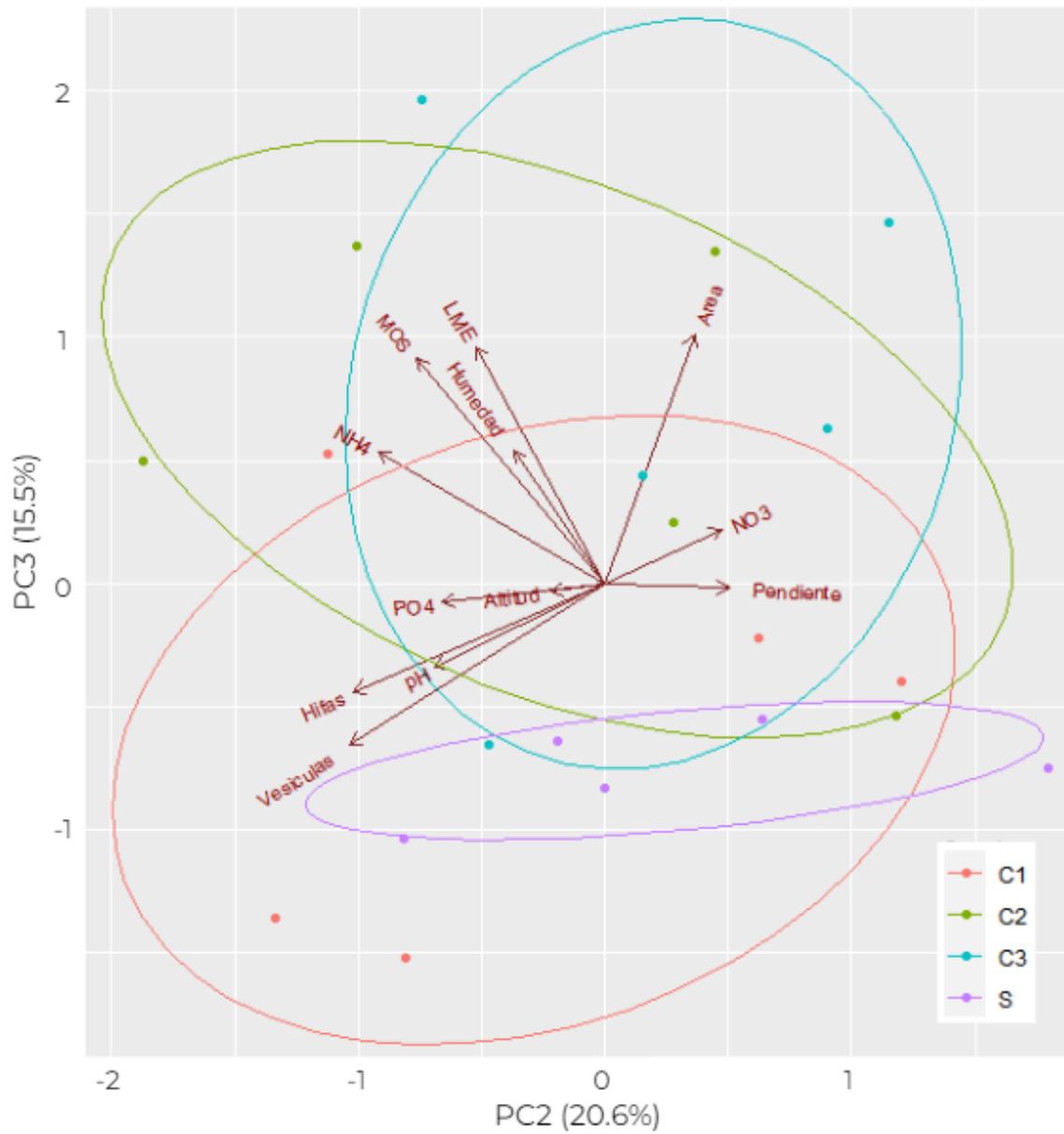


Figura 17. Gráfica comparando el componente principal 2 (PC2) contra el componente principal 3 (PC3).

Discusión

RESPUESTA DE LOS HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES A LA REGENERACIÓN NATURAL DE CLAROS EN LA SELVA

Las distintas variables fúngicas que medí no fueron estadísticamente distintas debido a las perturbaciones causadas por la formación de claros sobre el microclima y las propiedades del suelo, ni se observaron diferencias estadísticamente significativas relacionadas con las etapas de regeneración del sitio donde ocurrió el disturbio. Esto es contrario a los cambios sobre la longitud de micelio y porcentaje de colonización intrarradical que se esperaban en la hipótesis planteada en este estudio.

Longitud de micelio extrarradical

Los resultados de la longitud de micelio no presentaron diferencias significativas al compararse entre los grupos de claros y la selva. Lo cual no concuerda con lo esperado: observar un aumento del micelio extrarradical a lo largo de un gradiente de regeneración. Serrano-Ysunza (2012) reportó un valor entre $8.57 \pm 1.65 \text{ mg}^{-1}$ y $6.29 \pm 0.79 \text{ mg}^{-1}$ de longitud de micelio extrarradical (LME) en las selvas de Los Tuxtlas, lo que concuerda con el valor de LME promedio observado de $4.82 (0.40 \pm \text{m g}^{-1})$ para los sitios muestreados en este trabajo ubicados en esta misma selva. Estos valores también coinciden con los valores reportados por Cruz-Paredes (2013) y Becerril-Pombo (2017) para las selvas de La Mancha y Los Tuxtlas, respectivamente.

Porcentaje de colonización intrarradical

Para el caso de la colonización intrarradical total, los datos alcanzaron altos porcentajes, aunque sin mostrar diferencias estadísticamente significativas a lo largo de la regeneración de los claros. Estos altos niveles de colonización nos indican, de acuerdo con Barragán (2003), que el nivel de interacción entre los mutualistas es de gran importancia para el crecimiento y desarrollo de las plantas involucradas, desde claros recién formados hasta aquellos en fases sucesionales más avanzadas y sitios en la selva o dosel cerrado.

El porcentaje de colonización por hifas en las raíces de las plantas de la selva concuerda con lo reportado por Cruz-Paredes (2013) en una selva baja subperennifolia del norte de Veracruz. Sin embargo, no concuerda con las diferencias entre sitios en claros y sitios bajo dosel cerrado (selva) reportadas por Nuñez-Castillo (2001). Las hifas fueron la estructura fúngica que más contribuyó a los altos valores de colonización intrarradical, con

valores de colonización del 48% a más del 60%, puesto que son cruciales para el transporte e intercambio de nutrientes entre los simbiosntes cuando los niveles de colonización por arbusculos son bajos (Harrison, 1997; Ferrol *et al.*, 2002).

El porcentaje de vesículas no fue estadísticamente distinta a lo largo de la regeneración natural en claros ni en selva; esto no concuerda con los datos registrados por Nuñez-Castillo (2001) quien encontró mayores niveles de colonización por vesículas en los claros que en la selva con dosel cerrado. Sin embargo, es importante señalar que el estudio de Nuñez-Castillo analizó solo raíces de *Astrocaryum mexicanum*, mientras que las raíces que analicé en este estudio pertenecieron a más de una especie vegetal, y probablemente eso homogeneizó más la respuesta de estas especies a los HMA. En este estudio, las vesículas fueron la segunda estructura que más contribuyó a los altos porcentajes de colonización. Esto podría indicarnos una baja cantidad de recursos en los sitios de estudio, que son almacenados en las vesículas producidas por los HMA (Harrison, 1997). Las cuales, además, tienen un papel importante en el mantenimiento de ciertos propágulos infectivos que regeneran o mantienen las redes micorrízicas tras un disturbio (Guadarrama *et al.*, 2008).

Por otro lado, el porcentaje de colonización por esporas no fue alta; ni mostró diferencias entre la selva y los claros. Esto último concuerda con lo encontrado por Allen *et al.* (1998) quienes además tampoco encontraron diferencias en la abundancia de esporas al compararla entre sitios de claro y selva. La falta de diferencias significativas en la abundancia de esporas a lo largo de los diferentes grupos de claros en distintos estados de regeneración concuerda con los estudios realizados por Stürmer y Siqueira (2006) y Guadarrama *et al.*, (2008), en diferentes estados sucesionales de sitios que sufrieron algún tipo de disturbio.

Tanto la producción de arbusculos como de ovillos tuvieron valores bajos, de menos del 3% y 5% respectivamente, pero constantes a lo largo de la regeneración de los claros. A pesar de ello, los porcentajes de ovillos son más altos que los porcentajes de arbusculos lo que podría determinar que la colonización que se presenta en este sitio de estudio es de tipo París (Smith y Read, 1997).

Aunque no encontré diferencias significativas entre las variables fúngicas en las distintas etapas de regeneración; dichas variables tuvieron valores altos (exceptuando

colonización por arbusculos y esporas intrarradicales) lo que implica que, a pesar de la sucesión de especies vegetales, la colonización de los HMA y, en particular su funcionalidad, no se vieron afectadas en ningún sentido, probablemente esto tiene que ver con la capacidad de respuesta de los HMA a los cambios ambientales y su capacidad de colonización sin distinciones entre especies vegetales. No tenemos datos sobre las diferencias de complementariedad entre especies vegetales y fúngicas en nuestros diferentes sitios de regeneración, es decir, entre qué especies se da la asociación. Lo cual será muy importante posteriormente evaluar estas respuestas más finas y analizar si cambia durante el proceso sucesional, con lo analizado hasta ahora podemos afirmar que la relación HMA-plantas sí estuvo presente.

FACTORES QUE AFECTAN LA RESPUESTA DE LOS HONGOS MICORRIZÓGENOS ARBUSCULARES A LA REGENERACIÓN NATURAL DE CLAROS EN LA SELVA

Como se mencionó en la sección anterior, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en los datos de colonización intrarradical y de longitud de micelio extrarradical al comparar los claros entre sí y con la selva. Para el caso de los porcentajes de colonización, lo anterior es contrario a lo propuesto por Janos, (1980) referente al aumento de esta variable conforme avanza la sucesión.

Janos (1980) reportó que la dinámica de claros en las selvas sí modifica el porcentaje de colonización por HMA presente en la comunidad de plantas en las diferentes etapas sucesionales, esto debido a que conforme avanza la sucesión, aumenta el número de especies vegetales dependientes de los HMA al haber una disminución de los recursos en el suelo, en etapas tardías de regeneración de los claros en la selva.

En este estudio encontré que no hubo un efecto de la etapa de regeneración sobre el porcentaje de colonización intrarradical ni la longitud de micelio extrarradical de los HMA, a pesar de que el cambio en la composición vegetal sí ocurrió (Rodríguez *et al.* en preparación). Esto puede estar relacionado con el hecho de que el suelo de los claros analizados no fue fuertemente alterado por el disturbio, de tal forma que la matriz edáfica no se vio tan afectada y mantuvo características muy semejantes entre etapas de claros y selva (Peto-Barrios (2021). La falta de diferencias significativas también podría indicar que la comunidad de HMA presenta una alta resiliencia ante disturbios de la zona aérea, que los efectos podrían estar siendo amortiguados por la vegetación (Baleón-Sepúlveda, 2021).

Mis resultados no concuerdan con los reportados por Nuñez-Castillo (2001) quien sí encontró mayores porcentajes de colonización total, así como de hifas y vesículas en los claros al compararlos con sitios de selva en los Tuxtlas. Esta mayor colonización fúngica esperada en los claros está asociada a las altas tasas fotosintéticas de la vegetación, Nuñez-Castillo estudió el porcentaje de colonización de una sola especie vegetal presente tanto en los claros como en la selva, de esta forma, las especies creciendo en los claros tienen mayor tasas fotosintéticas lo que se asocia con mayor disponibilidad de carbono para asignar y mantener a los HMA, lo cual se refleja en un mayor porcentaje de colonización. Aunque la naturaleza de la relación planta-hongo todavía se debe analizar, el hecho de tener altos porcentajes de hifas intrarradicales implica que los HMA obtienen

altas concentraciones de carbono, pero ello ocurre independientemente de la etapa de regeneración de la selva, esto abre una interrogante sobre la magnitud del disturbio que pueda promover un cambio en los HMA, entre las distintas etapas de regeneración, sobre la resistencia del suelo como ambiente protegido en una matriz sólida y sobre la resiliencia de la comunidad biótica edáfica a esos cambios en la zona por arriba del suelo.

Por otro lado, los resultados de este trabajo concuerdan con los de Allen *et al.* (1998) quienes no encontraron diferencias significativas en los niveles de colonización de los HMA al comparar sitios de claro con dos años de haberse formado contra sitios de selvas subperennifolias. Esta falta de diferencias son atribuidas, ya sea a la recuperación del porcentaje de colonización, o a que éste realmente nunca se vio afectado negativamente. Sin embargo, en esta investigación se tuvo la oportunidad de comparar claros en diferentes etapas de regeneración y en ninguna etapa se observaron cambios significativos en la colonización, por lo que podrían atribuirse a que la perturbación causada por la formación del claro no fue lo suficientemente fuerte o la escala del disturbio fue pequeña para impactar positiva o negativamente a los HMA.

Esta diferencia de resultados tan contradictorios en otros estudios se debe a que en el estudio de Allen *et al.* (1998) solo se realizó un muestreo en época de lluvias, al igual que este trabajo. Por otro lado, Núñez-Castillo (2001) realizó muestreos de claros en estación de lluvias y secas; encontrando que las mayores diferencias sucedieron durante la época de secas; debido a que en esta época las condiciones microambientales repercuten en mayor medida en la respuesta de los HMA ante los disturbios. Lo que podría hablarnos de que la estacionalidad podría tener un efecto sobre la respuesta por parte de los HMA tras la apertura de claros y sería importante evaluarlo posteriormente.

Ante estos contrastes de resultados, cabe mencionar que no sólo la estacionalidad juega un papel importante en la respuesta de los HMA, existe una gran variedad de factores a los que estos hongos pueden responder, y no necesariamente debe ser una respuesta individual, sino más bien multifactorial (McGonigle y Miller, 2000). Por ejemplo, si estamos analizando una etapa de regeneración inicial, donde además hay una mayor acumulación de materia orgánica y ello repercute en una mayor concentración de nutrientes en el suelo, se puede plantear que la asociación plantas-HMA es débil por la alta concentración de recursos, pero si no hay tal acumulación de materia y son sitios bajos en

nitrógeno y fósforo, la asociación podría ser más fortalecida, estando en las etapas iniciales de regeneración natural.

El suelo posee diversos factores que podrían explicar los resultados observados en este trabajo, pero también es un ecosistema que posee una alta resistencia a las perturbaciones (Tibbett *et al.*, 2020). Por lo que, aun cuando diversos estudios hayan registrado cambios ambientales ante la formación de un claro y un posterior proceso de sucesión ecológica con la comunidad de plantas, en esta tesis no se observaron cambios en la colonización intrarradical y el micelio extrarradical por parte de los HMA ante estas perturbaciones, ni a los cambios entre claros con distinto grado de regeneración.

Cabe aclarar que las variaciones en el suelo probablemente tienen causas más allá de la formación de claros y de su regeneración (Allen *et al.*, 1998). Por ejemplo: las características del origen del claro, la identidad taxonómica del árbol caído, el tamaño del claro y la magnitud del disturbio; podrían estar influenciando los impactos sobre el suelo. Por lo que las relaciones significativas que se encontraron entre la colonización intra y extrarradical no necesariamente están relacionadas con la regeneración natural.

Ejemplo de lo anterior, podría ser que de entre los factores del suelo analizados, la colonización de raíces por hifas intrarradicales resultó estar marginalmente relacionada con el pH del suelo (Figura 14). Sabemos que las variaciones en el pH tienen efectos sobre la disponibilidad de los nutrientes en el suelo, lo que a su vez, tendría un efecto indirecto sobre la producción de hifas fúngicas, debido a que éstas permiten el intercambio de aquellos nutrientes entre la planta y el hongo (Chaudhary *et al.*, 2008). Sin embargo, aun cuando en el análisis de regresión lineal se relacionaron de manera marginal los datos de colonización por hifas intrarradicales y el pH, Peto-Barríos (2021), quien realizó su trabajo en los mismos sitios de muestreo, no encontró diferencias de pH entre los grupos de claros y el sitio con dosel cerrado o selva. Las variaciones en el pH podrían estar relacionadas con la descomposición microbiana y liberación de N en formas disponibles (McCauley *et al.*, 2017)

Otra relación significativa positiva que se encontró en el análisis de regresión lineal fue entre el PO_4 y el porcentaje de colonización por esporas intrarradicales. Diversos estudios han reportado que el incremento de los niveles de fósforo en el suelo disminuye la colonización intrarradical y la longitud del micelio extrarradical (Entry *et al.*, 2002; Nouri *et al.*, 2014; Cortés-Tello, 2015). Esto adquiere sentido con nuestros resultados cuando

recordamos que la disminución en los niveles de colonización intrarradical permite a los HMA invertir en la producción de esporas (Harrison, 1997). Los bajos niveles de PO_4 reportados en los sitios de muestreo pueden explicar los bajos niveles de porcentaje de colonización por esporas (menores al 13%) y los altos niveles de colonización por hifas (alrededor del 70%) (Baleón-Sepúlveda, 2021).

La longitud del micelio extrarradical resultó estar relacionada significativamente con la materia orgánica del suelo (MOS) de manera positiva. Esto concuerda con Hodge *et al.* (2001) quienes observaron que la longitud del micelio extrarradical aumenta a causa de la MOS, debido a que las hifas pueden acelerar la descomposición de la MOS, tomar el N y transferirlo a las plantas. A pesar de ello, esta relación no está asociada al gradiente de regeneración de los claros, probablemente por el tiempo que tarda la materia orgánica en incorporarse al suelo (Baleón-Sepúlveda, 2021; Peto-Barrios, 2021).

Los resultados del Análisis de Componentes mostraron que algunas variables de los sitios de muestreo como la altitud; la pendiente y la humedad, son las variables que más contribuyen al componente principal 1 (CP1) el cual explica el 25% de la variación de los datos en los claros. El efecto de la humedad se observa claramente en la Figura 16, donde esta variable agrupa a los sitios de selva. Lo anterior concuerda con lo encontrado por Peto-Barrios (2021). Vitousek *et al.* (1987) quienes encontraron que los niveles de humedad en los primeros 10 cm del suelo son significativamente más altos en los claros que en el sotobosque adyacente. Sin embargo, este estudio no mostró que la humedad se encuentre significativamente relacionada con la longitud del micelio extrarradical ni la colonización intrarradical de los HMA.

El Componente Principal 2 (CP2), el cual explica el 20% de la variación en los claros y la selva, está compuesto principalmente por el NH_4 en el suelo y por los porcentajes de colonización de raíces por vesículas e hifas. Esto podría interpretarse como que existe una relación entre estas variables. Peto-Barrios (2021) encontró que los grupos de claros más jóvenes presentaban los valores de NH_4 más bajos; grupos que presentaron los niveles de colonización por vesículas e hifas ligeramente altos en este estudio, aunque no significativamente. Esto se podría explicar debido a que el nitrógeno es un nutriente que los HMA transportan hacia las plantas en forma NH_4^+ cuando existe una escasez de este en el suelo a través de las hifas y es acumulado en las vesículas (Leigh *et al.*, 2009).

Conclusiones

- No se encontraron diferencias significativas en la colonización intrarradical y longitud de micelio extrarradical en claros con distintas etapas de regeneración ubicados en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz.
- Los porcentajes de colonización intrarradical se relacionaron de manera directa y significativa con el pH y el PO_4 ; mientras que la longitud del micelio extrarradical se relacionó de manera directa y significativa con el porcentaje de materia orgánica en el suelo.
- Las variables que explican el mayor porcentaje de la variación de mis datos observada, fueron la altitud y pendiente de los claros para el Componente Principal 1, con un 25% de la variación. Mientras que el Componente Principal 2, el cual explica el 20% de la variación, por el porcentaje de colonización por hifas y vesículas; y por la cantidad de NH_4 en el suelo. Por último, la materia orgánica del suelo, el área del claro y la longitud de micelio extrarradical fueron las variables que explican con el mayor porcentaje al Componente Principal 3.

Referencias

- Abbott, L. K. y Robson, A. D. (1991). Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 35: 121-150.
- Addy, H. D.; Miller, M. H. y Peterson, R. L. (1997). Infectivity of the propagules associated with extraradical mycelia of two AM fungi following winter freezing. *New Phytologist*, 135: 745-753.
- Aguilera-Gómez, L. I.; Olalde-Portugal, V.; Arriaga, M. R. y Contreras-Alonso, R. (2007). Micorrizas arbusculares. *Ciencia ergo-sum*. 14 (3): 300-306.
- Albertsen, A.; Ravnskov, S.; Green, H.; Jensen, D. F. y Larsen, J. (2006). Interactions between the external mycelium of the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* and other soil microorganismos as affected by organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 1008-1014.
- Allen, E. B.; Rincón, E.; Allen, M. F.; Pérez-Jiménez, A. y Huante, P. (1998). Disturbance and seasonal dynamics of mycorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 30: 261-274.
- Allen, M. F.; Moore, T. S. y Ristensen, Jr. M. (1980). Phytohormone changes in *Bouteloua gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae. I. Cytokinin increases in the host plant. *Canadian Journal of Botany*, 58: 371-374.
- Alexander, I. (1989). Mycorrhizas in tropical forest. En: Proctor, J. (ed.) *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*. Blackwell, Oxford, UK.
- Almazán-Nuñez, R.; Arizmendi, M.; Eguiarte, L. E. y Corcuera, P. (2012). Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:1096-1109.
- Álvarez-Sánchez, J. y Monroy, A. (2008). La simbiosis micorrízica y sus aplicaciones en la restauración ecológica de México. En: Álvarez-Sánchez, J. y Monroy, A. (comp.) *Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración*. Las prensas de ciencias. México.
- Antoninka, A.; Reich, P. B. y Johnson, N. C. (2011). Seven years of carbon dioxide enrichment, nitrogen fertilization and plant diversity influence arbuscular mycorrhizal fungi in a grassland ecosystem. *New Phytologist* 192:200-214.
- Arriaga, C. (1994). Dinámica de claros y procesos de regeneración en un bosque mesófilo de montaña. (Tesis de Doctorado). Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. pp. 61-64.

- Augé, R. M. (2001). Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11: 3-42.
- Azcón-Aguilar, C., & Pérez-Tienda, J. (2019). Arbuscular mycorrhizas as key players in sustainable plant phosphorus acquisition: An overview on the mechanisms involved. *Plant Science*, 280, 441-447.
- Azcón, R. (2000). Papel de la simbiosis micorrízica y su interacción con otros microorganismos rizosféricos en el crecimiento vegetal y sostenibilidad agrícola. En: Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (eds). *Ecología, fisiología y biotecnología de la micorriza arbuscular*. IRENAT-Colegio de Postgraduados. Montecillo Mundi Prensa, México. pp. 1-15.
- Azcón, R.; Azcon, G.; De Aguilar, C. y Barea, J. M. (1978). Effects of plant hormones present in bacterial cultures on the formation and responses to VA endomycorrhiza. *New Phytologist*, 80: 359-364.
- Bach, E. M.; Baer, S. G.; Meyer, C. K. y Six. J. (2010). Soil texture affects soil microbial and structural recovery during grassland restoration. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 2182-219.
- Bago, B.; Azcón-Aguilar, C.; Shachar-Hill, Y. y Pfeffer, P.F. (2000). El micelio externo de la micorriza arbuscular como puente simbiótico entre la raíz y su entorno. En: Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (eds). *Ecología, Fisiología y Biotecnología de la micorriza arbuscular*. Mundi-prensa, México, D.F. pp. 78-92.
- Baleón Sepúlveda, M. A. (2021). Evaluación de la respuesta de la comunidad microbiana del suelo en la regeneración en claros del bosque tropical perennifolio, Los Tuxtlas, Veracruz, México (Tesis de Maestría). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bardgett, R. D. y D. A. Wardle (eds.). (2010). Aboveground-belowground linkages. Biotic interactions, ecosystem processes, and global change. Oxford University Press, Oxford. pp. 301
- Barnes, B. V.; Zak, D. R.; Denton, S. R., y Spurt, S.H. (1998). *Forest ecology* (4th Edition). John Wiley y Sons, New York. pp. 774
- Barragán Valdez, E.A. (2003). Inoculación micorrízica de *Prosopis laevigata* (mezquite) en condiciones de invernadero y su efecto al trasplante a condiciones de campo (Tesis de licenciatura). FES Zaragoza, UNAM, México.
- Barton, A. M.; Fetcher, N. y Redhead S. (1989). The relationship between treefall gap size and light flux in a Neotropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 5: 437-4.
- Bauer, J. T.; Koziol, L. y Bever, J. D. (2018). Ecology of Floristic Quality Assessment: testing for correlations between coefficients of conservatism, species traits and mycorrhizal responsiveness. *AoB Plants*, 10.

- Bazzaz, F. A. (1984). Dynamics of wet tropical forest and their species strategies En: Medina, E., Mooney, H.A. y Vázquez-Yanez C. (eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Dr. W. Junk Publication. La Haya, pp. 256-293.
- Becerril-Pombo, A. A. (2017). Análisis de la producción de micelio extrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares durante la sucesión en una selva de Los Tuxtlas, Veracruz, México (Tesis de Licenciatura) Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Bennett, A. E., y J. D. Bever. (2007). Mycorrhizal species differentially alter plant growth and response to herbivory. *Ecology* 88: 210-218.
- Borde, M., Dudhane, M., y Jite, P. (2012). Growth, water use efficiency and antioxidant defense responses of mycorrhizal and non-mycorrhizal *Allium sativum* L. under drought stress condition. *Annals of Plant Sciences*, 1(1), 6-11.
- Borowics, V.A. (2001). Do arbuscular mycorrhizal fungi alter plant-pathogen relations? *Ecology* 82: 3057-68.
- Bonfante, P.; Ballestrini, R. y Mendgen, K. (1994) Storage and secretion process in the spore *Gigaspora margarita* Becker & Hall as revealed by high-pressure freezing and freeze-substitution. *New Phytol.* 128: 93-101.
- Bongers F.; Popma J. e Iriarte-Vivar S. (1988). Response of *Cordia megalantha* Blake. seedlings to gap environments in tropical rain forest. *Functional Ecology* 2: 379-390.
- Bowen, G.D. (1987). The biology and physiology of infection and its development. En: Safir, G.R. (editor) *Ecophysiology of VA mycorrhizal plant*. CRC. Boca Ratón. Florida. pp. 27-70.
- Brokaw, N. V. L. (1980). Gap phase regeneration in neotropical forest. Ph.D. Thesis. Univ. of Chicago, Chicago, Illinois.
- Brokaw, N. V. L. (1985). Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, pp. 53-69.
- Brokaw N. V. L. (1987). Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75:9-19.
- Brokaw, N.V.L. y Scheiner, S.M. (1989). Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70(3): 538-541.
- Brown, N. (1993). The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 9, 153-168.

- Brundrett, M. (1991). Mycorrhizas in Natural Ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 21(C), 171-313.
- Brundrett, M. (2004). Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological Reviews*, 79: 473-495.
- Brundrett, M. C. y Abbott, L. K. (1995). Mycorrhizal fungus propagules in the jarrah forest. II. Spatial variability in inoculum levels. *New Phytologist*, 131: 461-469.
- Bücking, H., & Kafle, A. (2015). Role of arbuscular mycorrhizal fungi in the nitrogen uptake of plants: current knowledge and research gaps. *Agronomy*, 5(4), 587-612
- Buma, B. y C. A. Wessman (2011). Differential species responses to compounded perturbations and implications for landscape heterogeneity and resilience. *Forest Ecology and Management*. 266: 25-33.
- Buwalda, J. G.; Stribley, D. P. y Tinker, P. B. (1985). Vesicular-arbuscular mycorrhizae of winter and spring cereals. *Journal of Agriculture Science*, 104: 649-657.
- Camarena-Gutierrez, G. (2012). Interacción planta-hongos micorrízicos arbusculares. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 18(3), 409-421. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2011.11.093>.
- 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: 339-352.
- Campos, A. (2004). El suelo. En: Guevara, S.; Laborde, J. y Sánchez-Rios, G. (Eds.) *Los Tuxtlas. El paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea, Xalapa Ver. pp. 181-193.
- Carrenho, R.; Botelho, S.; Ramos, V. y Schunk, E. (2007). The effect of different soil properties on arbuscular mycorrhizal colonization of peanuts, sorghum and maize. *Acta Botanica Brasilica*. 21(3):723-730.
- Carrillo, R. (2009). Degradación del suelo: Conceptos generales. En: F. J. Álvarez-Sánchez, (ed.) *Ecología de micorrizas arbusculares y restauración de ecosistemas*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Castillo-Campos, G. y Laborde-Dovalí, J. (2004). La vegetación. En: Guevara, S.; Laborde, J. y Sánchez-Rios, G. (Eds.) *Los tuxtlas. El paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea, Xalapa Ver.
- Cervantes Salgado, I. (2017). Estimación del potencial de inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares en cuatro diferentes usos de suelo en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- Chapin F.S.; Matson P.A. y Vitousek P.M. (2011). Geology, Soils, and Sediments. En: *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York, NY.
- Chaudhary, B.; Lau, M. y Johnson, N. C. (2008). Macroecology of microbes-biogeography of Glomeromycota. En: A. Varma (ed.) *Mycorrhiza*. Springer-Verlag, Berlin. pp. 529-564
- Chazdon, R. L. y Fetcher, N. (1984). Light environments of tropical forests. En: E. Medina, H. A. Mooney, y C. Vázquez-Yánes (eds.) *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, pp. 27-36.
- Chazdon, R. L. (2008). Chance and determinism in tropical forest succession. En: Carson, W. y S. Schnitzer (Eds.) *Tropical Forest Community Ecology*. Wiley-Blackwell. Reino Unido. pp. 384-408.
- Chazdon, R.L.; Letcher, S.G.; van Breugel, M.; Martínez-Ramos, M.; Bongers, F. y B. Finegan. (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 362: 273-289.
- Chesson, P.L. y Case, T.J. (1986). Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. En Diamond, J. y J. Case (Edrs.). *Community ecology*. Harper and Row. New York. pp. 229-239.
- Chizon, S. E. (1984). Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología de Los Tuxtlas, Veracruz: Un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta. Tesis de licenciatura. ENEP-Zaragoza, UNAM, México.
- Chokkalingam, U. y De Jong, W. (2001). Secondary forest: a working definition and typology. *International Forestry Review*. 3(1): 19-26.
- Clark, D. B. (1990). The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forests. En: Bawa, K. S. y Hadley, M. (Edrs). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Man and the Biosphere Series. Volume 7. UNESCO, París. pp. 291-315.
- Cruz Paredes, C. (2013). Cuantificación de la colonización intrarradical y extrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares en un mosaico heterogéneo en el trópico seco de Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Cade-Menun.; B.J.; Berch, S.M. y Bomke, A.A. (1991). Seasonal colonization of winter wheat in south coastal British Columbia by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Botany*, 69: 78-86.

- Coleman, D. C., Callahan, M.A. y Crossley, D.A. (2018). *Fundamentals of Soil Ecology*. Elsevier Inc. 3ra Edición. pp. 21-282.
- Cook, W. M.; Yao, J.; Foster, B. L.; Holt, R. D. y Patrick, L. B. (2005). Secondary Succession in an experimentally fragmented Landscape: Community Patterns across Time and Space. Ecological Society of America. *Ecology*, 86(5), pp. 1277-1279.
- Cornwell, W. K.; Bedford, B. L. y Chapin, C. T. (2001). Occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in a phosphorus-poor wetland and mycorrhizal response to phosphorus fertilization. *American Journal of Botany*. 88(10): 1824-1829.
- Cortes-Tello, K. E. (2015). Análisis de la producción de micelio extrarradical y colonización intrarradical por hongos micorrizógenos arbusculares en una selva baja caducifolia en Yucatán, México. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Cuenca, G. (2015). *Las Micorrizas Arbusculares: Aspectos teóricos y aplicados* (Ediciones IVIC). Caracas, Venezuela: Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), pp. 432.
- Cuenca G.; De Andrade Z. y Escalante G. (1998). Diversity of Glomalean spores from natural, disturbed and revegetated communities growing on nutrient-poor tropical soils. *Soil Biology and Biochemistry* 30:711-719.
- Das, A. y Varma, A. (2009). Symbiosis: The Art of the Living. En: Varma, A. y Kharkwal, A. C. (Eds). *Symbiotic fungi: principles and practice*. Springer.
- De Souza, R. P. y Válio, I. F. M. (2001). Seedsize, seed germination, y seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Biotropica* 33, 447-457.
- De Souza, T. A. F. y Freitas, H. (2017). Arbuscular mycorrhizal fungal community assembly in the Brazilian tropical seasonal dry forest. *Ecological Processes* 6: 1-10.
- D'Souza, J. y Felinov, B. (2013). Biodiversity of Arbuscular Mycorrhizal (AM) fungi in mangroves of Goa in West India. *Journal of Forestry Research*. 24(3):515-523.
- Deepika, S. y Kothamasi, D. (2014). Soil moisture. A regulator of arbuscular mycorrhizal fungal community assembly and symbiotic phosphorus uptake. *Mycorrhiza*. 25: 67-75.
- Denslow, J. S. (1987). Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 431-451.
- Denslow, J. S. y Spies T. (1990). Canopy gaps in forest ecosystems: an introduction. *Can. J. Forest Res.* 20, 619.

- Dirzo, R. (2001). Tropical Forests. En: Chapinm, F. S., Sala, O.E. y Huber-Sannwald, E. (editores). *Global biodiversity in a changing environment. Scenarios for the 21st century*. Ecological Studies 152, Springer, Estados Unidos. pp. 251-276.
- Dirzo, R.; González-Soriano, E. y Vogt, R. (1997). Introducción general. En: González-Soriano, E.; Dirzo, R. y Vogt, R. (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México D.F. pp. 3-6.
- Driver, J. D.; Holben, W. E. y Rillig, M. C. (2005). Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 37, 101-106.
- Entry, J. A.; Rygiewicz, 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.
- Escudero, V. y Mendoza, R. (2005). Seasonal variation of arbuscular mycorrhizal fungi in temperate grasslands along a wide hydrologic gradient. *Mycorrhiza*, 15, pp. 291-299.
- Espinosa-Victoria, D. (2000). Diálogo molecular: Hongo micorrízico arbuscular-raíz. En: Alarcón, A. y Ferrera-Cerrato, R. (editores). *Ecología, Fisiología y Biotecnología de la micorriza arbuscular*. Mundi-prensa, México, D.F. pp. 93-116.
- Ferrol, N.; Barea, J. M. y Azcón-Aguilar, C. (2002). Mechanisms of nutrient transport across interfaces in arbuscular mycorrhizas. *Plant Soil* 244: 231-237.
- Fetcher, N.; Oberbauer, S. F. y Strain, B. R. (1985). Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *International Journal of Biometeorology*, 29 (2), 145-155.
- Fierer, N.; Nemergut, D.; Knight, R. y Craine, J. M. (2010). Changes through time: Integrating microorganisms into the study of succession. *Research in Microbiology*, 161(8), 635-642.
- Fisher, J. B. y Jayachandran, K. (2005). Presence of arbuscular mycorrhizal fungi in south Florida native plants. *Mycorrhiza* 15: 580-588.
- Frías Hernández, J.; Olalde Portugal, V. y Ferrera Cerrato, R. (Eds.). (2004). *Avance en el conocimiento de la Biología de las Micorrizas* (1.a ed.). Universidad de Guanajuato.
- Furlan, V. y Fortin, R. (1973). Formation of endomycorrhizae by *Endogone calospora* on *Allium cepa* under three different temperature regimes. *Nat. Can.* 100: 467-477.

- Gálhidy, L.; Mihók, B.; Hagyó, A.; Rajkai, K. y Standovár, T. (2005). Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understory vegetation of a Hungarian beech forest. *Plant Ecology*. 183: 133-145.
- García, S. D. (2017). Micorrizas, los biofertilizantes del futuro que vienen del pasado. *Serie Nutrición Vegetal*. 90: 1-5.
- García, I.; Mendoza, R. y Pomar M.C. (2008). Deficit and excess of soil water impact on plant growth of *Lotus tenuis* by affecting nutrient uptake and arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil* 304: 117-131.
- Gemma, J. N. y Koske, R. E. (1990). Mycorrhizae in recent volcanic substrates in Hawaii. *American Journal of Botany* 77: 1193-1200.
- Gildon, A. y Tinker, P.B. (1981). A heavy metal tolerant strain of mycorrhizal fungus. *Transactions British Mycological Society*, 77: 648-649.
- Giovannetti, M. y Cristiana, S. (1998). Meeting a non-host: the behaviour of AM fungi. Springer-Verlag.
- Graham, J. H.; Leonard, R. T. y Menge, J. A. (1981). Membrane Mediated Decrease in Root Exudation Responsible for Phosphorus Inhibition of VAM Formation. *Plant Physiology*. 68 (3): 548-552.
- Granados, D. y López, G. (2000). Sucesión ecológica: dinámica del ecosistema. Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- Gray A. N. y Spies T. A. (1996). Gap size, within gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. *J. Ecol.* 84, 635 -645.
- Goldblum D. (1997). The effect of treefall gaps on understory vegetation in New York State. *J. Veget. Sci.* 8, 125-132.
- Goldsmith, F.B. (Ed.). (1998). Tropical Rain Forest: A Wider Perspective. Springer Science.
- Gordon, W. S. y R. B. Jackson. (2000). Nutrient concentrations in fine roots. *Ecology* 81:275-280.
- Grubb, P.J. (1985). Plant Population and Vegetation in Relation to Habitat, Disturbance and Competition: Problems of Generalization. *The Population Structure of Vegetation*. 3, 595-621.
- Guadarrama, P. (2008). Diversidad y funcionalidad de los hongos micorrizógenos arbusculares en comunidades secundarias de selva baja caducifolia. Tesis de Doctorado en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. pp. 78

- Guadarrama, P. y Álvarez-Sánchez, F. J. (1999). Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rainforest, Veracruz, México. *t-tvcorrbiize*, 8: 267-270.
- Guadarrama, P.; Castillo-Argüero, S.A.; Ramos-Zapata J.L.; Camargo-Ricalde S. y Álvarez-Sánchez J. (2006). Propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in a secondary dry forest of Oaxaca, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 56(1).
- Guadarrama, P.; Castillo-Argüero, S.; Ramos-Zapata, J. A.; Camargo-Ricalde, S. y Álvarez-Sánchez, J. (2008). Propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in a secondary dry forest of Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Biology* 56: 269-277.
- Guadarrama, P.; Castillo, S.; Ramos-Zapata, J. A.; Hernández-Cuevas, L. V, y Camargo-Ricalde, S. L. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungal communities in changing environments: The effects of seasonality and anthropogenic disturbance in a seasonal dry forest. *Pedobiologia Journal of Soil Ecology*, 57: 87-95.
- Guadarrama, P.; Sánchez-Gallen, I. y Álvarez-Sánchez, F. J. (1998). Ecología de hongos micorrízicos arbusculares en la selva y pastizales de Los Tuxtlas en Veracruz. En: R. R. Zulueta, A. M. A. Escalona y A. D. Trejo, (eds.) *Avances de la investigación micorrízica en México*. Universidad Veracruzana, México. pp. 27-45.
- Guariguata, M.R. y Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148 (1-3): 185-206.
- Guevara, S. (2010). Los Tuxtlas: tierra mítica. México: Instituto de Ecología A.C.
- Guzmán-González, S. y Farías-Larios, J. (2005). Biología y regulación molecular de la micorriza arbuscular. *Avances en Investigación Agropecuaria*. 9: 17-31.
- Habte, M. (1989). Impact of simulated erosion on the abundance and activity of indigenous vesicular-arbuscular mycorrhizal endophytes in an oxisol. *Biol Fertil. Soils* 7, 164-167.
- Hallé, F.; Oldeman, R. A. A. y Tomlinson, P. B. (1978). "Tropical Trees and Forest: An Architectural Analysis." Springer-Verlag. Berlín y Nueva York.
- Harley, J. L. y Smith, S. E. (1983). Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London, 483 p.
- Harrison, M. (1997). The arbuscular mycorrhizal symbiosis, an underground association. *Elsevier Science* 2 (2): 54-60.

- Harrison, M. J. y van Buuren, M.L. (1995). A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature* 378: 626–629.
- Hartshorn, G. S. (1980). Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12, Suppl. 23-30.
- Haselwandter, K. (1997). Soil microorganisms, mycorrhiza and restoration ecology. En: Urbanska, K. M., Webb, N. R. y Edwards, P. J. (ed). *Restoration ecology and sustainable development*. Cambridge University Press, Reino Unido. pp. 65-80.
- Hawkes, C. V.; DeAngelis, K. M. y Firestone, M. K. (2007). Root Interactions with Soil Microbial Communities and Processes. En: Z. G. Cardon y J. L. Whitbeck, (eds.) *The Rhizosphere: An Ecological Perspective*. Elsevier Academic Press, Londres. pp. 212.
- Hawkes, C.; Kivlin, S.; Rocca, J.; Huguet, V.; Thomsen, M. y Blake, K. (2011). Fungal community responses to precipitation. *Global Change Biology*, 17, pp. 1637-1645.
- Hawkins, H. J.; Johansen, A.; y George, E. (2000). Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 226: 275–285.
- He, Z.; Liu, J. y Su, S. (2015). Effects of forest gaps on soil properties in *Castanopsis kawakamii* nature forest. *PloS one*. 10(10): e0141203.
- Heap, A. J. y Newman, E. I. (1980). Links between roots by hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol* 85: 169–171.
- Hernández-Cuevas, L.; Castillo-Argüero, S.; Guadarrama-Chávez, P.; Martínez Orea, Y.; Romero Romero, M. A. y Sánchez Gallén, I. (2003). Hongos micorrizógenos arbusculares del Pedregal de San Ángel. Ciudad de México. Facultad de Ciencias.
- Hodge, A.; Campbell, C.D. y Fitter, A.H. (2001). An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature*. 413: 297-299.
- Hodge, A.; Helgason, T. y Fitter, A. H. (2010). Nutritional ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *Fungal Ecology*, 3(4), 267-273. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2010.02.002>
- Hubbell, S. P. y Foster, R. B. (1990). Structure, dynamics and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. En: Gentry, A. H. (Edr.). *Four neotropical forests*. Yale University Press. New Haven. pp. 522-541.
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 113, 81 101.

- Ibarra-Manríquez, G.; Martínez-Ramos, M.; Dirzo, R. y Núñez-Farfán, J. (1997). La vegetación. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R. (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*, pp. 61-85, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca, S. (1995). Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 43 (1-3): 75-115.
- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca, S. (1997). Fanerógamas. En: E. González, R. Dirzo, y R. Vogot, (eds.) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM, México, D.F. Pp. 165.
- Jasper, D.; Abbott, L. y Robson, A. (1989). Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*. 112: 93-99.
- Janos, P. D. (1980). Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12: 56-64.
- Janos, D. P. (2007). Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas. *Mycorrhiza*, 17: 75-91.
- Jasso, F.R.I. (2010). Determinación de la colonización intrarradical y extrarradical de hongos micorrizógenos arbusculares en una selva alta perennifolia. Facultad de Ciencias, UNAM., México, D.F.
- Jastrow, J. D.; Miller, R. M. y Lussenhop, J. (1998). Contributions of interacting biological mechanisms to soil aggregate stabilization in restored prairie. *Soil Biol. Biochem.* 30: 905–916.
- Johnson, D.; Vandenkoornhuysen, P. J.; Leake, J. R.; Gilbert, L.; Booth, R. E.; Grime, J. P.; Young, J. P. W. y Read, D. J. (2004). Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. *New Phytologist* 161:503–515.
- Johnson, N.C.; Graham, J.H. y Smith, F.A. (1997). Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist*. 135: 575- 5.
- Johnson, N.C.; Hoeksema, J.D.; Bever, J.D.; Chaudhary, V.B.; Gehring, C.; Klironomos, J.; Koide, R.; Miller, R.M.; Moore, J.; Moutoglou, P.; Schwartz, M.; Simard, S.; Swenson, W.; Umbanhowar, I, J.; Wilson, G. y Zabinski, C. (2006). From Liliput to Brobdingnag: extending models of mycorrhizal function across scales. *BioScience*. 56: 889-900.
- Johnson, E.A. y Miyanishi, K. (2008). Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecol. Lett.* 11, 419e431.

- Johnson, N. (2010). Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist* 185:631-647.
- Juniper, S. y Abbott, L. (2006). Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*. 16:371-379.
- Karandashov, V.; Nagy, R.; Wegmuller, S.; Amrhein, N.; Bucher, M. (2004). Evolutionary conservation of a phosphate transporter in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 6285-6290.
- Kardol, P.; Bezemer, T.M. y van der Putten, W.H. (2006). Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters* 9: 1080-1088.
- Kiers, E. T.; Lovelock, C. E.; Krueger, E. L. y Herre, E. A. (2000). Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling growth: implications for tropical forest diversity. *Ecology Letters*, 3: 106-113.
- Killham, K. (1995). *Soil ecology*. Cambridge University Press, Gran Bretaña.
- Koide, R. T. (1993). Physiology of the mycorrhizal plant. En: Ingram, D. y Williams, P.H. (editores.). *Advances in plant pathologist*. Mycorrhiza Synthesis. Academic Press, Londres. pp. 33-54.
- Koide, R. T. y Mosse, B. (2004). A history of research on arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza*, 14(3), 145-163.
- Kozioł, L. y Bever, J. D. (2015). Mycorrhizal response trades off with plant growth rate and increases with plant successional status. *Ecology*, 96(7), 1768-1774.
- Kozioł, L. y Bever, J. D. (2016). AMF, phylogeny, and succession: Specificity of response to mycorrhizal fungi increases for late-successional plants. *Ecosphere*, 7(11).
- Krishna, K. R. (2005). *Mycorrhizas A molecular análisis*. Science Publishers, Inc. India. 316 pp.
- Krüger, M.; Teste, F.P.; Laliberté, E.; Lambers, H.; Coghlan, M.; Zemunik, G. y Bunce, M. (2015). The rise and fall of arbuscular mycorrhizal fungal diversity during ecosystem retrogression. *Molecular Ecology*. 24: 4912-4930.
- Kumar, T y Ghose, M. (2008). Status of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in the Sundarbans of India in relation to tidal inundation and chemical properties of soil. *Wetlands Ecology and Management*. 16: 471-483.

- Kwit, C. y Platt, W. J. (2003). Disturbance history influences regeneration of non-pioneer understory trees. *Ecology* 84 (10): 2575 -2581.
- Laborde, J. (2004). La Reserva de la Biosfera En: Guevara, S.; Laborde, J. y Sánchez-Rios, G. (Eds.) *Los Tuxtlas. El paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa, Ver. pp 271-281.
- Land, S. y Schönbeck, F. (1991). Influence of different soil types on abundance and seasonal dynamics of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in arable soils in North Germany. *Mycorrhiza*. 1: 39-44.
- Leake, J.; Johnson, D.; Donnelly, D.; Muckle, G.; Boddy, B. y Read, D. (2004). Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany* 82:1016-1045.
- Leigh, J.; Hodge, A. y Fitter, A.H. (2009). Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material. *New Phytologist* 181: 199-207.
- Li, H. Y., Yang, G. D., Shu, H. R., Yang, Y. T., Ye, B. X., Nishida, I., y Zheng, C. C. (2006). Colonization by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus versiforme* induces a defense response against the rootknot nematode *Meloidogyne incognita* in the grapevine (*Vitis amurensis* Rupr.), which includes transcriptional activation of the class III chitinase gene VCH3. *Plant Cell Physiology*, 47, 154-163.
- Lovelock, C.E.; Wright, S. F. y Nichols, K. A. (2004). Using glomalin as an indicator for arbuscular mycorrhizal hyphal growth: an example from a tropical rainforest soil. *Soil Biol. Biochem.* 36:1009-1012.
- Luginbuehl, L. H., y Oldroyd, G. E. (2017). Understanding the arbuscule at the heart of endomycorrhizal symbioses in plants. *Current Biology*, 27(17), r952-r963.
- Lugo, M.; González, M. E. y Cabello, M. N. (2003). Arbuscular mycorrhizal fungi in a mountain grassland, Seasonal variation of colonization studied, along with its relation to grazing and metabolic host type. *Mycologia*. 95: 407-415.
- Manoharachary, C. y Kunwar, I.K. (2002). Root — Clearing Techniques and Quantification of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. En: Mukerji, K.G.; Manoharachary, C. y Chamola, B.P. (eds) *Techniques in Mycorrhizal Studies*. Springer, Dordrecht.
- Marschner, H. (1995). Mineral nutrition of higher plants. (2° ed) Academic Press, London, U.K.
- Martínez-García, L.B.; Richardson, S.J.; Tylianakis, J.M.; Peltzer, D.A. y Dickie, I.A. (2015). Host identity is a dominant driver of mycorrhizal fungal community composition during ecosystem development. *New Phytologist*. 205: 1565-1576.

- Martínez-Ramos, M. (1985). Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas perennifolias. Pp. 191-239. En: Gómez-Pompa, A y S. Del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México* Vol II. Alhambra, México.
- Martínez-Ramos, M. (2017). Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Botanical Sciences*, 54, 179-179. <https://doi.org/10.17129/botsci.1431>.
- Martínez-Ramos, M.; Álvarez-Buylla, E.; Sarukhán, J. y Piñero, D. (1988). Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76:700-716.
- Martínez-Ramos, M. y Garcia-Orth, X. (2017). Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Botanical Sciences*, 69 (80S).
- Marulanda, A.; Azcón, R. y Ruiz-Lozano J. M. (2003). Contribution of six arbuscular mycorrhizal fungal isolates to water uptake by *Lactuca sativa* plants under drought stress. *Physiologia Plantarum* 119:526-533.
- Middleton, E. L.; y Bever, J. D. (2012). Inoculation with a native soil community advances succession in a grassland restoration. *Restoration Ecology* 20:218-226.
- Miller, R. M. (1987). The ecology of vesicular-arbuscular mycorrhizae in grassland shrublands. En: G. R. Safir (Ed.) *Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants*, pp. 135-170. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Miller, R. M.; Carnes, B.A. y Moorman, T. B. (1985). Factors influencing survival of vesicular-arbuscular mycorrhiza propagules during topsoil storage. *Journal of Applied Ecology*, 22: 259-266.
- Miranda, F. y Hernández-X., E. (2016). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Botanical Sciences*, 28, 29-29. <https://doi.org/10.17129/botsci.1084>.
- Molino, R. y Amaranthus, M. (1990). Rhizosphere Biology: ecological linkages between soil processes, plant growth and community dynamics. En: Harvey, A. y L. Neuenschwander (Eds.). *Symposium on Management and Productivity of Western Montane Forest Soil*. Idaho, EU. pp. 10-12.
- Moreira, A.; Fageria, N. K.; Garcia y Garcia, A. (2011). Soil Fertility, Mineral Nitrogen, and Microbial Biomass in Upland Soils of the Central Amazon under Different Plant Covers. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. 42 (6): 694-705.
- Nelson, S. A. y González-Caver, E. (1992). Geology and K-Ar dating of the Tuxtla volcanic field, Veracruz, México. *Bulletin of Volcanology* 55: 85-96.

- Nobre, C.P.; Lázaro, M.L.; Espírito Santo, M.M.; Pereira, M.G. y Berbara, R.L.L. (2015). Agregação, glomalina e carbono orgânico na chapada do Araripe, Ceará, Brasil. *Revista Caatinga* 28, 138-147.
- Nouri, E.; Breuillin-Sessoms, F.; Feller, U. y Reinhardt, D. (2014). Phosphorus and Nitrogen Regulate Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis in *Petunia hybrid*. *Public Library of Science*. 9: 1-14.
- Núñez-Castillo, O. (2001). Dinámica de colonización micorrízica en individuos adultos de *Astrocaryum mexicanum* Liebm (Araceae) en una selva tropical.
- Núñez-Castillo, O. y Álvarez-Sánchez, F.J. (2003). Arbuscular mycorrhizae of the palm *Astrocaryum mexicanum* in disturbed and undisturbed stands of a Mexican tropical forest. *Mycorrhiza* 13:271-276.
- Oehl F, Sieverding E, Ineichen K, Mäder P, Boller T, Wiemken A (2003). Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of Central Europe. *Appl Environ Microbiol* 69:2816-2824. <https://doi.org/10.1128/aem.69.5.2816-2824.2003>.
- Olsson, P. A., Hammer, E. C., Pallon, J., Van Aarle, I. M., & Wallander, H. (2011). Elemental composition in vesicles of an arbuscular mycorrhizal fungus, as revealed by PIXE analysis. *Fungal biology*, 115(7), 643-648.
- Orians, G. H. (1982). The influence of tree falls in tropical forests on tree species richness. *Trop. Ecol.* 23:255-279.
- Pang, X.; Hu, B.; Bao, W.; Vargas, T. de O. y Tian, G. (2016). Effect of thinning-induced gap size on soil CO₂ efflux in a reforested spruce forest in the eastern Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*. 220: 1-9.
- Pattinson, G. S.; Hammill, K. A.; Sutton, B. G. y Mc Gee, P. A. (1999). Simulated fire reduces the density of arbuscular mycorrhizal fungi at the soil surface. *Mycological Research* 103: 491-496.
- Peat, H.J. y Fitter, A.H. (1993). The distribution of arbuscular-mycorrhizas in the British flora. *New Phytologist*, 125: 845-854.
- Perry, D. A. y Amaranthus, M. P. (1990). The plant-soil bootstrap: microorganisms and reclamation of degraded ecosystems. En: Berger, J. J. (ed). *Environmental Restoration*. Island Press. Estados Unidos. pp. 94-102.
- Peto-Barrios, D. (2021). Respiración microbiana edáfica en claros de un bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz (Tesis de Licenciatura) Facultad de Ciencias, UNAM, México. 1-48.

- Pickett, S. T. A. (1983). Differential adaptation of tropical species to canopy gaps and its role in community dynamics. *Tropical Ecology*, 24, 68-84.
- Pickett, S. T. A.; Collins, S. L. y Armesto, J. J. (1987). A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetation*, 69(1-3), 109-114. doi:10.1007/bf00038691.
- Picone, C. (2000). Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32:734-750.
- Phillips, J. M. y Hayman, D.S. (1970) "Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection", *Transaction of the British Mycological Society*. Núm. 55, pp. 158-16.
- Popma, J. y F. Bongers. (1988). The effect of canopy gaps on growth and morphology of rain forest trees. *Oecologia* 75: 625-632.
- Poorter, L.; van de Plassche, M.; Willems, M. y Boot, R.G.A. (2004). Leaf traits and herbivory rates of tropical trees differing in successional status. *Plant Biol.* 6, 746-754.
- Porter, W. M.; Robson, A. D. y Abbott, L. K. (1987). Factors controlling the distribution of vesicular mycorrhizal fungi in relation to soil pH. *Journal of Applied Ecology*, 24: 663-672.
- Poulson, T. L. y Platt, W. J. (1989). Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology* 70(3): 553-555.
- Pozo, M. J., Jung, S. C., López-Ráez, J. A., y Azcón-Aguilar, C. (2010) Impact of arbuscular mycorrhizal symbiosis on plant response to biotic stress: The role of plant defence mechanisms. In: H. Koltai and Y. Kapulnik (eds.), *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function*, 193-207. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Read, D.J. (1994). Plant-microbe mutualisms and community structure. En: Schulze, E.D. y Mooney, H.A., (eds.) *Biodiversity and Ecosystem Function*, Springer-Verlag, pp. 181-209.
- Read, D. J. y Birch, C. P. D. (1988). The effects and implications of disturbance of mycorrhizal mycelial systems. *Proc. R. Soc. Edin.* B 94, 13-24.
- Read, D.J. y Perez-Moreno, J. (2003). Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? *New Phytologist* 157: 475-492.
- Redecker, D.; Schübler, A.; Stockinger, H.; Stürmer, S.; Morton, J. y Walker, C. (2013). An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza* 23: 515-531.

- Ricard J. P. y Messier Ch. (1996). Abundance, growth and allometry of red raspberry (*Rubus idaeus*, L.) along a natural light gradient in a northern hardwood forest. *Forest Ecol. Manage.* 81, 153 -160.
- Richards, B. N. (1987). The microbiology of terrestrial ecosystems. Longman Group UK. Nueva York.
- Richards, P. W. (1983). The three dimensional structure of tropical rainforest. En Sutton, S. L., Whitmore, T. C. y Chadwick, A. C. *Tropical rainforest ecology and management*, (eds). Oxford, Blackwell.
- Rillig, M. C. (2004). Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Microbial Ecology*, 84.
- Rives, C. S.; Bajwa, M. I.; Liberia, A. E. y Miller, R. M. (1980). Effects of topsoil storage during surface mining on the viability of VA mycorrhiza. *Soil Sci.* 129, 253-257.
- Robson, A. D. y Abbott, L. K. (1989). The effect of soil acidity on microbial activity in soils. En: A. D. Robson (Ed.) *Soil Acidity and Plant Growth* . pp. 139-165. Academic Press, Sydney.
- Runkle, J. R. (1985). Disturbance regimes in temperate forests. En: Pickett, S. T. A. y White, P.S. (eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, 472pp. Academic Press, New York, 17-33.
- Rzedowski, J., (2006). Vegetación de México. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504 pp.
- Sahney, S. y Benton, M. J. (2008). Recovery from the most profound mass extinction of all time. *Proceedings of the Royal Society: Biological* 275 (1636): 759-65.
- Sánchez de Prager M, Posada-Almanza R, Velásquez-Pomar D y Narváez-Castillo M (2010). Metodología básica para el trabajo con micorriza arbuscular y hongos formadores de micorriza arbuscular. Taller de Publicaciones Divulgación Académica y Cultural, Universidad Nacional de Colombia.
- Sanders, A. (2003). Preference, specificity and cheating in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Trends in Plant Science* 8: 143-145.
- Schreiner, R.P. y Koide, R.T. (1993). Antifungal compounds from the roots of mycotrophic and non-mycotrophic plant species. *New Phytol.* 123:99-105.
- Schumann, M. E.; White, A. S. y Witham, J. W. (2003). The effects of harvest-created gaps on plant species diversity, composition and abundance in a maine oak-pine forest. *Forest Ecol. Manage.* 176, 543 -561.
- Schüßler, A.; Schwarzott, D. y Walker, C. (2001). A new fungal phylum, The Glomeromycota: Phylogeny and Evolution. *Mycological Research* 105:1413-1421.

- Schüßler, A. y Walker, C. (2010). The Glomeromycota. A species list with new families and new genera. Gloucester.
- Sengupta, A. y Chaudhuri, S. (2002). Arbuscular mycorrhizal relations of mangrove plant community at the Ganges river estuary in India. *Mycorrhiza*, 12: 169-174.
- Según, G. J. y Olusegun, R. A. (2011). Effect of Environmental and Nutritional Factors on Mycelial Biomass Yield of Ten Wild Nigerian Mushrooms During Cellulase and Amylase Production. Department of Botany and Microbiology, University of Ibadan, Ibadan. Nigeria.
- Serrada-Hierro, R. (2003). Regeneración Natural: situaciones, Concepto, Factores y Evaluación. Universidad Politécnica de Madrid, España.
- Serrano-Ysunza, A. A. (2012). Análisis de la colonización y producción de la micorriza arbuscular en dos especies de árboles en una selva húmeda (Tesis de Licenciatura). Facultad de Ciencias, UNAM.
- Sharma, A. K. y Johri, B. N. (2002). Arbuscular Mycorrhizae. USA: Science Publishers.
- Sharma, M. y Mukerji, K.G. (1992). Mycorrhiza- a tool for biological control of plant diseases. En: Recent developments in biocontrol of plant diseases. Mukerji, K.G.; Tewari, J.P.; Arora, D.K y Saxena, G. (eds.). Aditya Books, New Delhi, India. pp. 52-80.
- Sikes, B. A. K. Cottenie, y J. N. Klironomos. (2009). Plant and fungal identity determines pathogen protection of plant roots by arbuscular mycorrhizas. *Journal of Ecology* 97:1274-1280.
- Simard, S. y Durall, D. (2004). Mycorrhizal networks: a review of their extent, function, and importance. *Journal of Botanic*. 82:1140-1165.
- Simard, S.; Durall, D. y Jones M (2002). Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants. *Mycorrhizal ecology* 157:33-74.
- Simon, L.; Bousquet, J.; Levesque, R.C. y Lalonde, M. (1993). Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature*. 363: 67-69.
- Sjöberg, J.; Person, P.; Martensson, A.; Adholey, A. y Alström, S. (2004). Occurrence of Glomeromycota spores and some arbuscular mycorrhiza fungal species in arable fields in Sweden. *Soil Plant Science*, 54, p. 202-212.
- Smith, S. E. y Read, D. (2008). Colonization of roots and anatomy of arbuscular mycorrhizas. En: Smith, S. E. y Read, D. (Eds.) *Mycorrhizal Symbiosis* (3er ed.). Academic Press Londres. pp. 42-90.

- Srivastava, D.; Kapoor, R.; Srivastava, S.K. y Mukerji, K.G. (1996). Vesicular arbuscular mycorrhiza-An overview. En: Mukerji, K.G. (ed.). *Concepts in Mycorrhizal Research*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands. pp. 1-39.
- Soberón, J.; Halffter, G. y Llorente-Bousquets, J. (eds.) (2008). Conocimiento actual de la biodiversidad. 1a edición. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Sommer-Cervantes, Flores-Delgadillo, L. y Gutiérrez-Ruiz, M. (2003). Caracterización de los suelos de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. En: Álvarez-Sánchez, J. y Naranjo-García, E. (eds). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Instituto de Ecología, A. C., México. pp. 17-67.
- Soto, M. y Gama, L. (1997). Climas. En: González-Soriano, E.; Dirzo, R. y Vogt, R. (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM-CONABIO, México D.F. pp. 7-23.
- Sousa, W. P. (1984). The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353-391.
- Souza, T. (2015). *Handbook of Arbuscular Mycorrhizal Fungi*. Switzerland: Springer International publishing.
- Spatafora, J. W.; Benny, G. L.; Berbee, M. L.; Bonito, G.; Corradi, N.; Grigoriev, I.; Gryganskyj, A.; James, T. Y.; O'Donnell, K.; Roberson, R. W.; Taylor, T. N.; Uehling, J.; White, M. M. y Stajich, J. E. (2016). A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*, 108: 1028-1046.
- Strack, D.; Fester, T.; Hause, B.; Schliemann, W. y Walter, M. H. (2003). Arbuscular mycorrhiza: Biological, Chemical, and molecular aspects. *Journal of Chemical Ecology*, 29(9).
- Stürmer, S. L. y Siqueira, J. O. (2006). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Brazilian ecosystems. En: F. M. S. Moreira, J. O. Siqueira y L. Brussaard (Eds.) *Soil biodiversity in Amazonian and other Brazilian ecosystems*. (pp. 206–236). CABI, Oxfordshire.
- Tchabi A, Coyne D, Hountondji F, Lawouin L, Wiemken A, Oehl F (2008). Arbuscular mycorrhizal fungal communities in sub-Saharan savannas of Benin, West Africa, as affected by agricultural land use intensity and ecological zone. *Mycorrhiza* 18:181-195. <https://doi.org/10.1007/s00572-008-0171-8>.
- Tedersoo, L.; Sánchez-Ramírez, S.; Kõljalg, U.; Bahram, M.; Döring, M.; Schigel, D.; May, T.; Ryberg, M. y Abarenkov, K. (2018). High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. *Fungal diversity* 90: 135-159.

- Teste, F. P. y Dickie, I.A. (2017). Mycorrhizas Across Successional Gradients En: Collins, N.; Gehring, C. y Jansa, J. (Eds.) *Mycorrhizal Mediation of Soil. Fertility, Structure, and Carbon Storage*. Elsevier.
- Thrall, PH; Hochberg, ME; Burdon, JJ; y Bever, JD (2006). Coevolution of symbiotic mutualists and parasites in a community context. *Trends in Ecology and Evolution* 22:120-126.
- Tibbett, M., Tandra, D.F. y Duddigan, S. (2020). Identifying potential threats to soil biodiversity. *PeerJ* 8:e9271.
- Tommerup, I. C. (1984). Effect of soil water potential on spore germination by Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 83: 193-202.
- Treseder K. K. y Allen M. F. (2002). Direct nitrogen and phosphorus limitation of arbuscular mycorrhizal fungi: A model and Field Test. *New Phytologist*, 155: 507-515.
- Vandermeer, J.; Zamora, N.; Yih, K. y Boucher, D. (1990). Regeneración inicial en una selva tropical en la costa caribeña de Nicaragua después del huracán Juana. *Revista de Biología Tropical*, 38(2B), 347-359.
- Van Aarle, I. M.; Olsson, P. A. y Soderstrom, B. (2002). Arbuscular mycorrhizal fungi respond to the substrate pH of their extraradical mycelium by altered growth and root colonization. *New Phytologist*, 155(1), 173-182.
- Van Breugel, M.; Bongers, F. y M. Martínez-Ramos. (2007). Species dynamics during early secondary forest succession: Recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica* 35(5): 610-619.
- Van der Maarel, E. (1988). Vegetation dynamics: patterns in time and space. *Vegetatio* 77: 7-19.
- Van Der Heijden, M. G. A.; Wiemken, A. y Sanders, I. R. (2003). Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plants. *New Phytologist*, 569-578.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. (1985)- Posibles efectos del microclima de los claros de la Selva, sobre la germinación de tres especies arbóreas pioneras. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo, *Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz*. pp 241-253. México: Alhambra Mexicana.
- Vázquez-Yanez, C. y A. Orozco-Segovia. (1994). Signals for seeds to sense and response to gaps. Pp. 209-236. En: CadweU, M. N. Y R. W. Pearcy (eds.). *Exploitation of environmental heterogeneity in Plants. Ecophysiological Processes above and belowground*. Academic Press, San Diego.

- Veresoglou, S.D.; Wulf, M. y Rillig, M.C. (2017). Facilitation between woody and herbaceous plants that associate with arbuscular mycorrhizal fungi in temperate European forests. *Ecology and Evolution* 7: 1181-1189.
- Vitousek, P. M. y Denslow, J. S. (1986). Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps. *Journal of Ecology* 74: 1167-1178.
- Walker, L.R. y Del Moral, R. (2011). Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation, Cambridge University Press.
- Wardle, D. A.; Bardgett, R. D.; Klironomos, J. N.; Setälä, H.; van der Putten, W.H. y Wall, D. H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304: 1629-1633.
- Watt, A. S. (1947). Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* 35: 1-22.
- Webb, L. J. (1977). The dynamics of tropical rainforests. En: *The Forestry Log*. N. Gellie, G. Manson (eds.), pp. 11-18. Canberra: Aust. Natl Univ.
- White, P. S. y Pickett, S. T. A. (1985). Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. En: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (pp. 3-13). Elsevier.
- Whitmore, T. C. (1975). "Tropical Rainforest of the Far East" Oxford Univ. Press, London y Nueva York.
- Whitmore, T. C. (1978). Gaps in the forest canopy. En: Tomlinson, P.B. y Zimmermann, M.H. (eds.) *Tropical trees as living systems.*, 675pp, Cambridge University Press, New York, 639-655.
- Whitmore, T. C. (1984). Tropical forest nutrients, where do we stand? A tour of the horizon. En: J. Proctor (ed.) *Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Whitmore, T. C. (1996). A review of some aspects of tropical rain forest seedlings ecology with suggestions for further enquiry. En: Swain, M.D. (Ed.) *The ecology of tropical forest tree seedlings*. pp.3-39. París: UNESCO.
- Wicklow-Howard, M. (1989). The occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizae in burned areas of the Snake River Birds of Prey area, Idaho. *Mycotaxon* 34, 253-257.
- Willis, A., Rodrigues, B. y Harris, P. (2013). The Ecology of Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *Critical Reviews in Plant Science*, 32, p. 1-20.
- Wong, W. Y. y Whitmore, T. C. (1970). On the influence of soil properties on species distribution in a Malayan lowland dipterocarp rainforest. *Malay. For.* 33: 42-54.

- Wright, S. J. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(10), 553-560.
- Xiang, D.; Verbruggen, E.; Hu, Y.; Veresoglou, S.D.; Rillig, M.C.; Zhou, W.; Xu, T.; Li, H.; Hao, Z.; Chen, Y. y Chen, B. (2014). Land use influences arbuscular mycorrhizal fungal communities in the farming-pastoral ecotone of northern China. *New Phytol* 204: 968-978. <https://doi.org/10.1111/nph.12961>.
- Xu, J.; Xue, L. y Su, Z. (2016). Impacts of Forest Gaps on Soil Properties After a Severe Ice Storm in a *Cunninghamia lanceolata* Stand. *Pedosphere*, 26(3): 408-416.
- Yamamoto, S. (1998.) Gap-disturbance regimes in different forest types of Japan. *J.Sustain For*: 6:223-235.
- Yamamoto, S. (2000). Invited Review Forest Gap Dynamics and Tree Regeneration. *J. For. Res*, 5: 223-229.
- Zhang, C. y Zhao, X. (2007). Soil properties in forest gaps and under canopy in broad-leaved *Pinus koraiensis* forests in Changbai Mountainous Region, China. *Frontiers of Forestry in China*. 2(1): 60-65.
- Zangaro W.; Boboni V. L. R. y Trufen S. B. (2000). Mycorrhizal dependency, inoculum potential and hábitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 603-622.
- Zangaro, W.; S. Nisizaki, J. Domingos, y E. Nakano. (2003). Mycorrhizal response and successional status in 80 woody species from south Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19: 315-324.
- Zhou, Z.; Wang, C.; Jiang, L. y Luo, Y. (2017). Trends in soil microbial communities during secondary succession. *Soil Biology and Biochemistry*, 92-99, 115.

ANEXOS

Anexo 1. Características físicas y químicas de los sitios de muestreo (Baleon-Sepulveda, 2021)

Etapa	Humedad (%)	pH	%MO	PO4-	NO3-	NH4+	Altitud	Pendiente	Área
C1	25.77	6.79	6.41	0.000003	0.1	74.7	246	35	78
C1	17.4	6.83	7.58	3.99	7.65	16.74	272	80	310
C1	26.83	7.03	8.57	1.55	3.44	47.69	297	70	86
C1	21.81	6.72	8.42	19.08	2.86	35.09	211	25	94
C1	26.28	6.63	10.69	14.36	5.09	52.19	323	70	236
C2	24.96	6.41	7.01	5.23	11.73	31.95	207	70	156
C2	25.19	6.56	10.41	8.17	15.41	30.52	306	74	526
C2	36.2	6.46	5.4	2.04	2.18	72.47	234	10	382
C2	27.29	6.77	13.49	6.1	0.77	97.21	273	50	96
C2	27.13	6.5	14.44	6.71	0.000003	98.05	205	60	107
C3	33.41	6.54	9.57	8.03	5.26	64.6	186	30	220
C3	25.43	6.18	8.23	3.31	2	55.96	194	40	290
C3	34.42	6.37	11.63	1.21	0.92	85.69	197	10	285
C3	31.55	6.63	5.23	12.98	0.73	54.61	202	30	115
C3	24.88	6.19	7.46	1.48	0.16	74.71	199	60	423
S	26.14	6.8	7.04	0.000003	0.33	91.22	246	35	3
S	26.2	6.44	8.25	4.03	3.48	48.41	306	74	3
S	26	6.55	6.74	2.73	0.01	54.56	273	50	3
S	25.09	6.2	5.96	1.66	1.97	55.51	194	40	3
S	24.23	5.97	6.91	0.7	0.08	20.03	199	60	3

Anexo 2. Datos de longitud de micelio extraradical (LME) y porcentaje de colonización intraradical (%CI)

Etapa	%CI						LME (Repeticiones)		
	Total	Hifas	Vesículas	Ovillos	Arbúsculos	Esporas	1	2	3
C1	74	68	42	4	3	10	4.639	1.432	2.797
C1	63	56	6	2	0	17	5.049	4.912	6.482
C1	31	31	5	0	1	0	6.749	4.102	2.315
C1	80	85	38	1	0	27	4.294	5.822	7.278
C1	90	85	22	3	5	14	6.768	11.936	9.753
C2	73	72	4	2	7	1	3.308	3.374	2.580
C2	70	67	15	14	2	2	9.035	8.658	7.755
C2	69	62	8	1	0	23	1.056	2.183	2.253
C2	53	52	5	2	1	5	10.917	8.006	7.278
C2	82	81	38	6	2	23	7.888	5.916	7.114
C3	46	42	12	2	0	5	1.705	3.275	3.070
C3	47	45	5	0	0	4	5.049	6.345	4.708
C3	54	51	15	3	2	5	11.519	9.336	7.529
C3	66	62	21	0	0	12	4.499	5.888	5.359
C3	31	31	1	1	0	0	8.297	7.299	7.548
S	88	88	16	4	1	0	3.411	4.503	2.934
S	62	58	28	8	2	6	4.230	4.639	5.595
S	74	74	13	7	0	5	6.550	7.710	5.936
S	53	47	17	1	0	5	5.779	4.174	7.192
S	49	26	11	17	8	0	4.014	2.535	3.169

Anexo 3. Extracción de micelio extrarradical mediante la técnica de Miller y Jastrow (1998), modificada por Jasso (2010) y Sánchez-Prager *et al.* (2010)

1. Se toman 5 gramos de suelo, previamente tamizados, y se agregan a un matraz Erlenmeyer de vidrio de 500 ml junto con 250 ml de agua y 31 ml de hexametáfosfato de sodio. Lo anterior se mezcla con un agitador de vidrio hasta deshacer los agregados del suelo.
2. El matraz se coloca en una agitadora a 180 r.p.m. durante 90 minutos.
3. Posteriormente, mientras la agitación está en curso, y evitando tomar del precipitado, se toma una alícuota de 12 ml de la solución del suelo y se coloca en otro matraz de 500 ml con 250 ml de agua y 31 ml de hexametáfosfato.
4. El matraz se coloca en la agitadora a 180 r.p.m. durante 20 minutos.
5. A continuación, mientras el matraz se encuentra en movimiento y sin tocar el fondo, se toma una alícuota de 20 ml de la solución del suelo y se pasa por un tamiz con una apertura de 0.037 mm. El remanente que queda se coloca en una membrana de nitrocelulosa de 45 μm de apertura. Esto se repite dos veces más por cada muestra y se usa una bomba de vacío para acelerar el tiempo de filtrado.
6. A cada membrana se le agrega 3 ml de azul de tripano al 0.1% durante 5-10 minutos para teñir el micelio que quede depositado en la membrana. Transcurrido este tiempo se usa la bomba de vacío para eliminar el azul de tripano sobrante.
7. Las membranas de nitrocelulosa se montan sobre un portaobjetos con alcohol polivinílico, con ayuda de pinzas para evitar tocar el colorante, y se mantienen durante más de 24 horas secando. Posteriormente se coloca un cubreobjetos con alcohol polivinílico sobre cada membrana.

Anexo 4. Cuantificación del micelio extrarradical total mediante la técnica de Jakobsen (1998)

Por cada membrana se seleccionan 70 campos, cuatro por cada cuadro de la membrana cuadrículada. Con una rejilla en el ocular del microscopio óptico se contabilizan por cada campo el número de intersecciones líneas-hifa, para posteriormente usar la siguiente fórmula y así obtener la longitud total del micelio (TL).

$$TL = \frac{HL \times \left[\frac{(12+250+31)}{20} \right] \times \left[\frac{(250+31)}{12} \right]}{p}$$

Dónde:

p= peso seco en g de la muestra de 5 g de suelo humedad utilizada.

250 ml = volumen de agua donde la muestra es suspendida.

31 ml= volumen de hexametáfosfato de sodio utilizado en las disoluciones

12 y 20 ml son las alícuotas de las disoluciones pipeteadas del suelo

HL= longitud total de la hifa sobre un filtro (HL g*m-1) = $HL = \frac{H}{CA} \cdot FA$

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

$$\frac{11}{14} (N \cdot a) \quad (\text{mm})$$

N= número total de interceptos en 70 campos de observación

a= longitud total de la unidad de la región auricular 10 x 10 sobre el filtro usando un objetivo micrométrico = 0.05 mm

11/14= constante

Área filtrable sobre membrana de nitrocelulosa (FA):

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

$$r = \frac{\text{radio del área de captación}}{\text{filtrado}} = 9.5 \text{ mm}$$

Área total examinada o área contable (CA)

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

Anexo 5. Tinción y cuantificación de la colonización intrarradical mediante la técnica descrita por Phillips y Hayman (1970) y modificada por Del Valle (2022).

Tinción

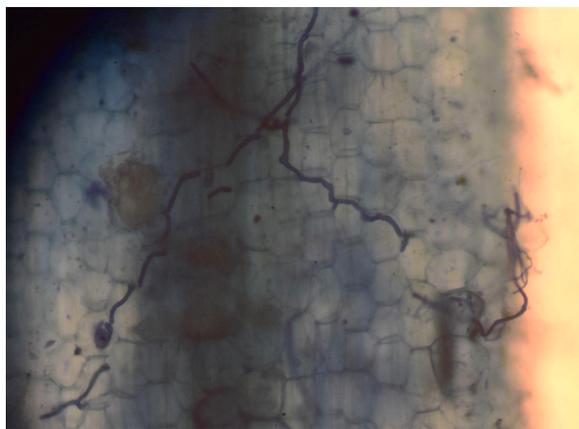
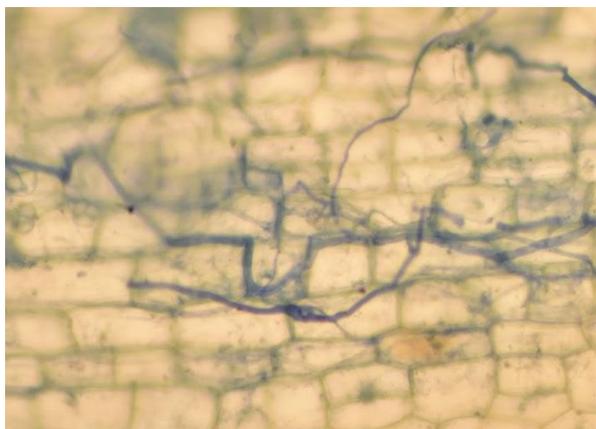
1. Se lavan las raíces con abundante agua para remover el exceso de tierra. Se colocan fragmentos de raíces delgadas con una longitud de más de 2 cm en frascos de plástico. Cada frasco es etiquetado según el sitio en que fueron muestreadas las raíces.
2. En cada uno de los frascos se coloca una solución de KOH al 10% durante 18 horas. Transcurrido este tiempo, se lavan las raíces con agua corriente. Este paso se repite de nuevo, manteniendo las raíces en KOH al 10 % por otras 18 horas, y enjuagando al terminar.
3. A continuación, se agrega en cada frasco agua oxigenada al 10% durante 15-30 minutos o hasta que se vean de un color amarillo/blanco, retirando la solución de las raíces y lavándolas con agua.
4. Después, se agrega una solución de HCL a 10% durante 15 minutos, retirando el HCL sin enjuagar.
5. Posteriormente, las raíces son cubiertas con una solución de lactoglicerol y azul de tripano al 0.05%, la cual será retirada tras 24 horas sin enjuagar.
6. Finalmente, se mantienen en una solución de lactoglicerol hasta que se vean al microscopio.

Nota: Todos los residuos de las soluciones (HCL, azul de tripano, KOH) son colectados para ser desechados correctamente.

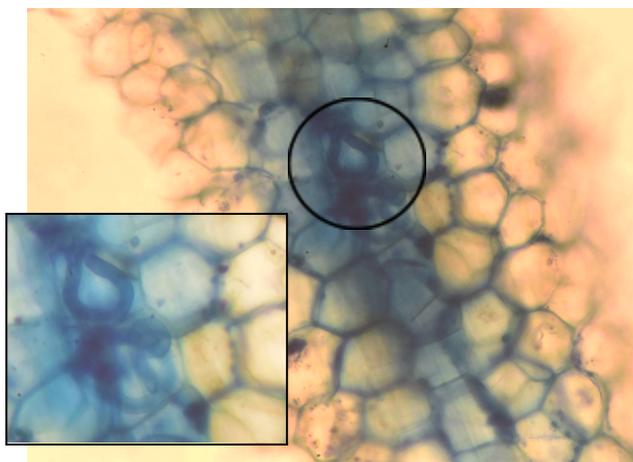
Microscopio

Para ser observadas y cuantificadas las muestras, se colocan de 20 a 25 raíces de una longitud de 1.5 a 2 cm en un portaobjetos. El porcentaje de colonización se determina a través de la observación al microscopio de 100 campos repartidos a lo largo de las 25 raíces con el objetivo de 20x. En cada campo se registra la presencia o ausencia de las estructuras fúngicas: hifas, vesículas, esporas, ovillos y arbusculos. Obteniendo así los porcentajes de colonización total y por estructura.

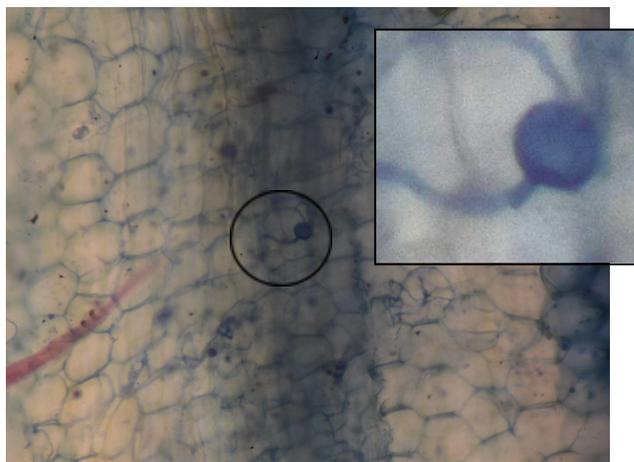
Anexo 6. Estructuras intrarradicales de los hongos micorrizógenos arbusculares teñidas con azul de tripano observadas al microscopio.



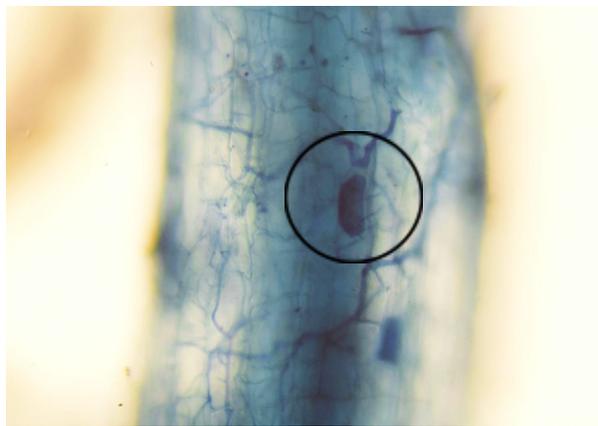
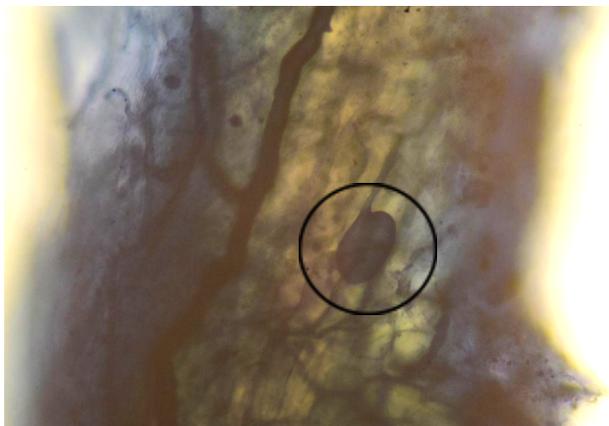
Colonización por hifas (400x)



Colonización por ovillos (400x)



Colonización por esporas (400x)



Colonización por vesículas (400x)