



# Instituto Politécnico Nacional

---

---

**Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo  
Integral Regional Oaxaca**

**“Las micorrizas arbusculares como moduladoras de la  
estructura y dinámica de la vegetación leñosa, entre los límites  
de la selva alta perennifolia y la sabana, en el Bajo Mixe  
(Oaxaca), México”**

## **T E S I S**

Que para obtener el grado académico de:  
**Doctor en Ciencias en Conservación  
y Aprovechamiento de Recursos Naturales**

Presenta:

**Jonás Álvarez Lopezello**

Asesor:

**Rafael Felipe del Castillo Sánchez**

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México 2019



# INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

## ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca siendo las 13:00 horas del día 28 del mes de agosto del 2019 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR OAXACA para examinar la tesis titulada:

Las micorrizas arbusculares como moduladoras de la dinámica y estructura de la vegetación, entre los límites de la selva alta perennifolia y la sabana, en el Bajo Mixe (Oaxaca, México)

Presentada por el alumno:

Álvarez Lopezello  
Apellido paterno Apellido materno  
Nombre(s) Jonás

Con registro: 

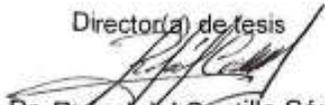
B	1	5	0	5	6	9
---	---	---	---	---	---	---

Doctorado en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Después de intercambiar opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

### LA COMISIÓN REVISORA

Director(a) de tesis

  
Dr. Rafael del Castillo Sánchez

  
Dr. Celerino Robles Pérez

  
Dra. Demetria Martha Mondragón  
Chaparro

  
Dr. Rodolfo Aniceto Solano Gómez

  
Dr. Miguel Ángel Briones Salas

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE  
PROFESORES

  
Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez





**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

**CARTA CESION DE DERECHOS**

En la Ciudad de Oaxaca el día 28 del mes de agosto el año 2019, el (la) que suscribe Jonás Álvarez Lopezello alumno(a) del Programa de Doctorado en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales con número de registro B150569, adscrito a Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del Dr. Rafael del Castillo Sánchez y cede los derechos del trabajo titulado **“Las micorrizas arbusculares como moduladoras de la dinámica y estructura de la vegetación, entre los límites de la selva alta perennifolia y la sabana, en el Bajo Mixe (Oaxaca, México)”** al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección [jalvarezl1101@alumno.ipn.mx](mailto:jalvarezl1101@alumno.ipn.mx). Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.



CENTRO INTERDISCIPLINARIO  
DE INVESTIGACIÓN PARA EL  
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL  
C.I.I.D.I.R.  
UNIDAD OAXACA  
IPN.

  
Jonás Álvarez Lopezello

Nombre y firma

## Agradecimientos

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado a través de la beca (No. 266682) y al Instituto Politécnico Nacional (IPN) a través del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Oaxaca (CIIDIR-Oaxaca) por permitir formarme durante mis estudios de posgrado, así como por los diferentes apoyos económicos recibidos a través de las becas de estímulo institucional de formación de investigadores (BEIFI) de la Secretaría de Investigación y Posgrado (SIP).

Al Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez y al Dr. Celerino Robles Pérez, por brindarme su amistad y confianza durante estos años, por animarme a realizar este proyecto de investigación, por sus consejos y asesorías desinteresadas los cuales me ayudaron mucho para mejorar y culminar esta tesis.

A la Dra. Laura Verónica Hernández Cuevas y al Dr. Santos Carballar Hernández, por su invaluable amistad y hospitalidad, así como por su ayuda en la identificación taxonómica, sus asesorías y contribuciones a los diferentes capítulos de este escrito.

Al comité revisor y jurado de examen Integrado por: Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez, Dr. Celerino Robles Pérez, Dr. Miguel Ángel Briones Salas, Dr. Rodolfo Solano Gómez y Dra. Martha Demetria Mondragón Chaparro, por sus atinadas observaciones durante el desarrollo del trabajo.

Finalmente me gustaría agradecer al Biólogo Raúl Rivera García, al Dr. Oscar Pérez García y al señor Mario Chávez, por el apoyo y las facilidades recibidas para la realización del trabajo experimental y de campo.

## **Dedicatoria**

A mis padres Eustacio Álvarez Garcés y Rosalía Lopezello Téllez, con  
cariño y admiración

A bet, por su amor y paciencia

A mi hijo Jonás, quien siempre se despierta con una sonrisa y me  
contagia su felicidad

## Contenido

Acta de revisión de tesis.....	i
Carta cesión de derechos.....	ii
Agradecimientos.....	iii
Dedicatoria.....	iv
Lista de cuadros.....	x
Lista de figuras.....	xiii
Resumen.....	xviii
Palabras clave.....	xx
Abstract.....	xxi
Key words.....	xxiii
<b>CAPITULO I.....</b>	<b>- 1 -</b>
Introducción general.....	- 2 -
<b>CAPITULO II.....</b>	<b>- 9 -</b>
Las sabanas en México: ¡una pieza de museo!.....	- 10 -
Resumen.....	- 10 -
Palabras clave.....	- 10 -
Referencias.....	- 13 -
<b>CAPITULO III.....</b>	<b>- 16 -</b>

Diversidad de esporas de hongos micorrízicos arbusculares en ecosistemas neotropicales modificados por humanos .....	- 17 -
Resumen .....	- 17 -
Palabras clave.....	- 18 -
Introducción.....	- 18 -
Materiales y métodos.....	- 21 -
Área de estudio .....	- 21 -
Muestreo y análisis de suelos.....	- 22 -
Densidad de esporas de HMA e identificación de especies.....	- 24 -
Extracción de raíces y estimación de la colonización micorrízica .....	- 24 -
Análisis de los datos.....	- 25 -
Resultados.....	- 26 -
Propiedades del suelo.....	- 26 -
Composición de especies y especies indicadoras .....	- 26 -
Riqueza de especies y similitud .....	- 27 -
Densidad de esporas y colonización de raíces .....	- 27 -
Relación entre las características del suelo con la densidad de esporas de HMA y la riqueza de especies .....	- 28 -
Discusión .....	- 29 -
Agradecimientos.....	- 34 -

Referencias .....	- 34 -
<b>CAPITULO IV .....</b>	<b>- 55 -</b>
Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares asociados con potreros de <i>Brachiaria brizantha</i> en tierras bajas de Oaxaca, México.....	- 56 -
Resumen .....	- 56 -
Palabras clave.....	- 56 -
Introducción.....	- 57 -
Materiales y métodos.....	- 58 -
Resultados y discusión.....	- 59 -
Agradecimientos.....	- 62 -
Referencias .....	- 63 -
<b>CAPITULO V .....</b>	<b>- 70 -</b>
Segundo registro mundial de <i>Glomus trufemii</i> (Glomeromycota: Fungi), un hongo micorrízico arbuscular de una sabana Mexicana .....	- 71 -
Resumen .....	- 71 -
Palabras clave.....	- 71 -
<i>Glomus trufemii</i> B.T. Goto, G.A. Silva y Oehl, 2012 .....	- 72 -
Agradecimientos.....	- 74 -
Referencias .....	- 74 -
<b>CAPITULO VI .....</b>	<b>- 76 -</b>

Listado actualizado de los hongos micorrízicos arbusculares de Oaxaca, México.....	- 77 -
Resumen .....	- 77 -
Introducción.....	- 78 -
Materiales y métodos.....	- 80 -
Área de estudio .....	- 80 -
Base de datos.....	- 80 -
Resultados.....	- 81 -
Discusión .....	- 82 -
Agradecimientos .....	- 84 -
Referencias .....	- 85 -
<b>CAPITULO VII.....</b>	<b>- 99 -</b>
Las interacciones entre los hongos micorrízicos arbusculares y la fertilidad del suelo afectan el crecimiento de plántulas de especies leñosas sucesionales tempranas e intermedias de ecosistemas tropicales .....	- 100 -
Resumen .....	- 100 -
Palabras clave.....	- 101 -
Introducción.....	- 101 -
Materiales y métodos.....	- 103 -
Área Experimental .....	- 103 -
Muestreo, análisis y esterilización de suelos .....	- 103 -

Inoculación de HMA y crecimiento de plántulas .....	- 104 -
Análisis de datos .....	- 106 -
Resultados.....	- 106 -
Discusión .....	- 108 -
Agradecimientos.....	- 110 -
Referencias .....	- 111 -
<b>CAPITULO VIII</b> .....	- 127 -
Conclusiones generales .....	- 128 -

## Lista de cuadros

- Cuadro 1.** Ubicación de las parcelas de muestreo en los cuatro tipos de vegetación estudiados: bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPM) y plantación de pino sin manejo (PPN) en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México..... - 43 -
- Cuadro 2.** Propiedades del suelo de los cuatro tipos de vegetación: bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPM) y plantación de pino sin manejo (PPN) en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México. Se indican medios y error estándar. Las medias seguidas por la misma letra indican que no hay una diferencia significativa entre los tipos de vegetación según la prueba de Tukey ( $p < 0.05$ )..... - 44 -
- Cuadro 3.** Especies de hongos micorrízicos arbusculares y el número de esporas (por especies) encontradas en las estaciones seca y lluviosa en cada tipo de vegetación: bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPM) y plantación de pino sin manejo (PPN); en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México..... - 45 -
- Cuadro 4.** Análisis de especies indicadoras de hongos micorrízicos arbusculares. Componentes A y B, valor indicador (IndVal) y significancia (valor P) en el bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPM) y plantación de pino sin manejo (PPN) y sus posibles combinaciones en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México. A es la probabilidad de que una determinada especie o grupo de especies pertenezca al sitio objetivo en relación con la de todos los sitios combinados. B es la

probabilidad de encontrar una determinada especie o grupo de especies en parcelas dentro del mismo sitio objetivo. .... - 46 -

**Cuadro 5.** Índice de similitud de Morisita-Horn y número de especies compartidas de hongos micorrízicos arbusculares (entre paréntesis), en los cuatro tipos de vegetación: bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPP) y plantación de pino sin manejo (PPN ) en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México..... - 47 -

**Cuadro 6.** Relación de las características del suelo y los tipos de vegetación con la densidad de esporas ( $D^2 = 0.6826$ ) y la riqueza de especies ( $D^2 = 0.3421$ ) de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) utilizando un modelo lineal generalizado (GLM) con el error de “Poisson” y la función “log link”. Abreviaturas:  $D^2 =$  Devianza..... - 48 -

**Cuadro 7.** Propiedades del suelo de potreros de *Brachiaria brizantha* en la planicie costera del Golfo de México. Los datos representan la media  $\pm$  1 error estándar. Abreviaciones: MO= materia orgánica, CE= conductividad eléctrica, CIC= capacidad de intercambio catiónico. .... - 67 -

**Cuadro 8.** Especies de hongos micorrízicos arbusculares registrados en la rizosfera de *Brachiaria brizantha* en la planicie costera del Golfo de México. Abreviaciones: P= encontradas en las macetas de propagación..... - 68 -

**Cuadro 9.** Relación de los parámetros del suelo con la densidad de esporas ( $D^2 = 0.7360$ ) de hongos micorrízicos arbusculares asociados con los potreros de *Brachiaria brizantha* en la llanura costera del Golfo de México. Abreviaciones:  $D^2 =$  Devianza..... - 69 -

**Cuadro 10.** Listado actualizado de las especies de hongos micorrízicos arbusculares registrados en Oaxaca, México y el sitio de muestreo donde la especie ha sido reportada (ver abreviaturas) y su frecuencia de observación entre paréntesis. Abreviaturas: TRF=bosque

tropical lluvioso, PAST=potreros, SAV=sabana, PP=plantaciones de pino, STS=matorral tropical semiárido, CF = bosque mesófilo, TM = cultivos de tomate y chile, MT = jales mineros, SV (TDF) = vegetación secundaria (bosque tropical seco), TDF = bosque seco tropical, A.an = *Agave angustifolia*, A.po= *Agave potatorum*, A.ma= *Agave marmorata*, A.Ka= *Agave karwinskii*, A.nu= *Agave nussaviorum*, y Z.ma = *Zea mays*. ..... - 91 -

**Cuadro 11.** Familias, géneros y especies de hongos micorrízicos arbusculares, registrados en el estado de Oaxaca, México. Entre paréntesis se muestra la proporción de familias y géneros con respecto a su total..... - 94 -

**Cuadro 12.** Propiedades químicas de los suelos de bosque tropical y sabana (media y baja fertilidad). Los datos representan la media y la desviación estándar. Valores de  $p < 0.05$ , indican diferencias significativas entre los dos tipos de suelo según la prueba T-student... -

116 -

## Lista de figuras

- Figura 1.** Sabana ubicada en la planicie costera del Golfo de México, Oaxaca (Bajo Mixe), México. (Fotografía: Jaime Escarpita Herrera, tomada a principios de los 70's). ..... - 14 -
- Figura 2.** Principales causas de la desaparición de las sabanas en la planicie costera del Golfo de México, Oaxaca (Bajo Mixe), México. A. Establecimiento de plantaciones forestales de *Pinus caribaea* Morelet var. *hondurensis* (Sénécl.) W.H.G. Barrett y Golfari. B. Tierras de cultivo de maíz. C. Incremento en la frecuencia de los incendios. D. Introducción de especies exóticas. (Fotografías: A. Marco A. Mathus Morales. B, C, D. JAL). ..... - 15 -
- Figura 3.** Curvas de acumulación de especies de hongos micorrízicos arbusculares utilizando el método basado en muestras de rarefacción, en el bosque tropical, la sabana, plantación de pinos con manejo y plantación de pinos sin manejo, en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México. .... - 49 -
- Figura 4.** Riqueza de especies de hongos micorrízicos arbusculares; del bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPM) y plantación de pino sin manejo (PPN) en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México. Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación (Tukey,  $p < 0.05$ ). Las barras representan la desviación estándar..... - 50 -
- Figura 5.** Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) que muestra la disimilitud en la composición de la comunidad de las especies de hongos micorrízicos arbusculares entre el bosque tropical, sabana, plantación de pino con manejo y plantación de pino sin manejo (Stress = 0.22), en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México..... - 51 -

**Figura 6.** Densidad de esporas de hongos micorrízicos arbusculares; de bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPM) y plantación de pino sin manejo (PPN) en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México. Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación (Tukey,  $p < 0.05$ ). Las barras representan la desviación estándar..... - 52 -

**Figura 7.** Colonización de raíces (%) de hongos micorrízicos arbusculares; de bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPM) y plantación de pino sin manejo (PPN) en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México. Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación (Tukey,  $p < 0.05$ ). Las barras representan la desviación estándar. En la colonización de la raíz, el asterisco sobre las barras de la sabana indica diferencias significativas entre la estación seca y la lluviosa (prueba t,  $p < 0.05$ ). ..... - 53 -

**Figura 8.** Análisis de redundancia (RDA) que muestra la relación entre las propiedades del suelo (diamantes negros) y la distribución de las especies de hongos micorrízicos arbusculares en el bosque tropical, sabana, plantación de pinos con manejo y plantación de pinos sin manejo, en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México. Las flechas indican la dirección y magnitud de las variables. Abreviaturas: MO= materia orgánica del suelo; P = fósforo disponible; N = nitrógeno inorgánico; Mg = magnesio; Ca = calcio; CE = conductividad eléctrica; CIC = capacidad de intercambio catiónico. ... - 54 -

**Figura 9.** *Glomus trufemii*; a) Esporocarpio con esporas maduras y abortivas (flechas). b) Espora madura que muestra las dos capas de la pared de la espora (sw1, sw2) y la pared de la hifa (h-sw1, h-sw2). c) Esporas maduras que muestran el cierre del punete del septo (bs). d) Pared de la capa que muestra la capa hialina externa (sw1) y la capa laminada más interna (sw2). e) Espora abortiva amarillenta que muestra dos paredes flexibles (sw1, sw2).. - 75 -

- Figura 10.** Ubicación de estado de Oaxaca en México y sus diferentes regiones. Los círculos negros representan las localidades donde se han realizado estudios de la diversidad de hongos micorrízicos arbusculares..... - 95 -
- Figura 11.** Número de especies por género de hongos micorrízicos arbusculares en el estado de Oaxaca, México..... - 96 -
- Figura 12.** Número de especies de hongos micorrízicos arbusculares en las diferentes comunidades vegetales en el estado de Oaxaca, México. .... - 97 -
- Figura 13.** Número de estudios taxonómicos o de diversidad de hongos micorrízicos arbusculares realizados por año en el estado de Oaxaca, México..... - 98 -
- Figura 14.** Respuesta en altura para *Heliocarpus appendiculatus* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar..... - 117 -
- Figura 15.** Respuesta en diámetro para *Heliocarpus appendiculatus* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar. .... - 118 -
- Figura 16.** Respuesta en altura para *Cassia grandis* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos

con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar..... - 119 -

**Figura 17.** Respuesta en diámetro para *Cassia grandis* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar..... - 120 -

**Figura 18.** Respuesta en altura para *Enterolobium cyclocarpum* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar..... - 121 -

**Figura 19.** Respuesta en diámetro para *Enterolobium cyclocarpum* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar. .... - 122 -

**Figura 20.** Respuesta en altura para *Cochlospermum vitifolium* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA)

y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estanda..... - 123 -

**Figura 21.** Respuesta en diámetro para *Cochlospermum vitifolium* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar. .... - 124 -

**Figura 22.** Respuesta en altura para *Miconia argentea* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar..... - 125 -

**Figura 23.** Respuesta en diámetro para *Miconia argentea* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar..... - 126 -

## Resumen

Los bosques tropicales y las sabanas son los ecosistemas con la mayor biodiversidad a nivel mundial; asimismo, son dos tipos de vegetación muy divergentes; es decir, tienen formas de crecimiento sorprendentemente diferentes, aun cuando ambos tipos de vegetación se encuentran bajo las mismas condiciones climáticas y a menudo en el mismo tipo de suelo. La mayor parte de las investigaciones sobre el mantenimiento y la estabilidad de los bosques tropicales y las sabanas en un mismo paisaje se han centrado principalmente en cómo interactúan el clima, el suelo y las perturbaciones antrópicas y naturales (como el fuego) afectando el crecimiento y la demografía de las especies arbóreas y herbáceas en ambos ecosistemas.

En México ambos tipos de vegetación están desapareciendo rápidamente, quedando en pocos lugares rodeados por ecosistemas modificados por el humano, como potreros (en su mayoría) y plantaciones forestales. Sin embargo, a nivel mundial y en México, muy poco se conoce acerca del papel que juega el suelo y sus microorganismos en el mantenimiento y estabilidad de ambos tipos de vegetación, particularmente los hongos micorrízicos arbusculares (HMA).

En esta investigación se compararon los niveles de fertilidad del suelo, la diversidad de HMA, la densidad de esporas, la colonización de raíces y su relación con las variables edáficas, en mosaicos contiguos de bosque tropical, fragmentos de sabana natural, potreros y dos plantaciones de pino, una con manejo (chapeo) y la otra sin manejo. Asimismo, se evaluó el efecto del suelo y la inoculación de HMA en el crecimiento de algunas de las especies características de las diferentes etapas sucesionales.

Los resultados mostraron importantes diferencias en los niveles de fertilidad del suelo entre los ecosistemas analizados (bosque tropical, sabana, potreros y plantaciones de pino con y sin manejo [chapeo]), donde el bosque tropical mostro los valores más altos de fertilidad, por el contrario la sabana mostró los niveles más bajos.

El bosque tropical y la sabana albergaron una alta riqueza de especies de HMA (cada uno con especies distintivas). Se reportó la presencia de *Glomus trufemii* en la sabana como el segundo registro a nivel mundial. El estado de Oaxaca es la entidad del país con la mayor diversidad de especies de HMA y alberga la mitad de las especies reportadas para México.

La diversidad (riqueza de especies), densidad de esporas de HMA y colonización de raíces (%) mostraron diferencias significativas entre el bosque tropical y la sabana. El bosque tropical mostró la mayor densidad de esporas y una baja colonización de raíces; en contraste, la sabana exhibió una baja densidad de esporas y niveles altos de colonización de raíces. La riqueza de especies de HMA fue mayor en suelos con bajos niveles de fosforo disponible, y disminuyó a medida que aumentaron los niveles de intercambio catiónico, nitrógeno inorgánico y arena. La densidad de esporas aumentó significativamente con un incremento en el pH del suelo, arena, arcilla y el carbono orgánico, y disminuyó a medida que aumentaron los niveles de intercambio catiónico, nitrógeno inorgánico, fosforo disponible, calcio y conductividad eléctrica.

El crecimiento de las diferentes especies de plántulas características de las etapas iniciales e intermedias, estuvo influenciado por un efecto combinado entre el tipo de suelo y la inoculación con HMA. En los suelos con niveles intermedios de fertilidad (suelos de bosque tropical) con inoculación de HMA se observó el mayor crecimiento en altura y diámetro de todas las especies

de plantas; por el contrario, el menor crecimiento se observó en el tratamiento que incluyó suelos con baja fertilidad sin inoculación de HMA.

En conclusión, los hallazgos de esta investigación sugieren que las diferencias en diversidad de especies de HMA en ecosistemas contrastantes pueden estar mediadas por (1) la intervención humana y el tipo de manejo, (2) las condiciones edáficas y (3) la posible interacción entre estos factores. Asimismo, los HMA son de vital importancia para la supervivencia y crecimiento de las especies de plántulas características de etapas sucesionales tempranas e intermedias, y podrían ser utilizados en proyectos de restauración ecológica.

**Palabras clave:** Biodiversidad, distribución de especies, ecología del suelo, ecosistemas tropicales, Glomeromycota, interacción planta-microorganismo, perturbación.

## **Abstract**

The tropical forests and savannas are the ecosystems with the greatest biodiversity worldwide; they are also two very divergent types of vegetation; i.e., they have surprisingly different forms of growth, although both types of vegetation are under the same climatic conditions and often in the same soils. Most research on the maintenance and stability of tropical forests and savannas in the same landscape has mainly focused on how climate, soil and anthropic and natural disturbances (such as fire) interact, affecting growth and the demography of tree species in both ecosystems.

In Mexico, both types of vegetation are rapidly vanishing, remaining in few spots surrounded by human-modified ecosystems such as pastures (mostly) and forest plantations. However, worldwide and Mexico, the role of the soil and microorganisms in the maintenance and stability of both types of vegetation, particularly arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), is little known.

In this research, soil fertility levels, AMF diversity, spore density, root colonization and, their relationship with edaphic variables were compared in contiguous mosaics of tropical forest, fragments of natural savannas, pastures, and two pine plantations, one with management (manual weed control) and the other without management. Likewise, the effect of the soil and the AMF inoculation on the growth of some of the characteristic species of the different successional stages was evaluated.

The results showed significant differences in soil fertility levels between the analyzed ecosystems (tropical forest, savanna, pastures and pine plantations with and without management

[manual weed control]), where the tropical forest showed the highest fertility values; on the contrary, the savanna showed the lowest levels.

The tropical forest and the savanna harbored a high species richness (each one with distinctive species). The presence of *Glomus trufemii* in the savanna was reported as the second worldwide record. Oaxaca state is the entity with the greatest AMF species diversity and harbor to half of the species reported for Mexico.

The diversity (species richness), spore density, and root colonization (%) showed significant differences between the different ecosystems. The tropical forest showed higher spore density and low root colonization; in contrast, the savanna exhibited a low spore density and high levels of root colonization. The AMF species richness was higher in soils with low levels of phosphorus-available, and decreased as the levels of cation exchange, inorganic nitrogen and sand increased. The spore density increased significantly with an increase in the acidity of the soil (pH), sand, clay, and organic carbon, and decreased as the levels of cation exchange, inorganic nitrogen, phosphorus-available, calcium, and electric conductivity increased.

The growth of the characteristic species of the different successional stages was influenced by a combined effect between the soil type and the AMF inoculation. In tropical forest soils with AMF inoculation, the highest growth in height and diameter of all plant species were observed; on the contrary, the lowest growth was observed in the treatment that included the savanna soils without AMF inoculation.

In conclusion, the findings of this research suggest that the differences in AMF species diversity in contrasting ecosystems may be mediated by (1) the management type, (2) edaphic conditions, and (3) the possible interaction between these factors. Likewise, AMF are of vital

importance for the survival and growth of the seedling species characteristic of early and intermediate successional stages and could be used in ecological restoration projects.

**Key words:** Biodiversity, species distribution, soil ecology, tropical ecosystems, Glomeromycota, plant-microorganism interactions, disturbance.

## **CAPITULO I**

### **Introducción general**

## Introducción general

Las sabanas y los bosques tropicales húmedos son dos de los ecosistemas más extensos en las zonas tropicales a nivel mundial. Ambos tipos de vegetación se encuentran climáticamente (precipitación y temperatura) relacionados (Askew *et al.*, 1970; Beard, 1953; Bourlière, 1983; Sarmiento, 1984; Kellman, 1984; Woodward *et al.*, 2004) y en América, el límite boreal continental de su distribución de ambos tipos de vegetación es en México (Rzedowski, 1978; López-Olmedo *et al.*, 2007).

Los factores que determinan ambos tipos de vegetación son inciertos y la presencia de uno u otro tipo de vegetación bajo un mismo paisaje con aparentemente las mismas condiciones climáticas aun no es clara; sin embargo, su presencia ha sido atribuida como el resultado de la acción humana y la perturbación sobre los bosques tropicales. Entre los factores que se han señalado como los principales responsables de la presencia de las sabanas se incluyen: el clima, el fuego (natural o antrópico), las características edáficas (suelos con baja fertilidad) y la herbívora (Tinley, 1982; Furley, 1992; Hopkins, 1992; Ruggiero *et al.*, 2002; Bond, 2008, Staver *et al.*, 2011). Entender como factores ambientales gobiernan la distribución de los bosques tropicales y sabanas bajo un mismo paisaje es un tema central en la ecología, y es crucial para poder predecir respuestas a futuros cambios ambientales y sugerir estrategias de aprovechamiento, conservación y restauración para ambos tipos de vegetación.

Es posible que en las zonas tropicales de México una gran parte de las sabanas sean de origen secundario (vegetación sabanoide; Gómez-Pompa 1978; Rzedowski, 1978; Pennington y Sarukhán, 2005), otras pueden ser de origen primario (Beard 1953; Kellman, 1984; Pérez-García y Meave, 2006; López-Olmedo *et al.*, 2007). Explorar la posibilidad de que algunas sabanas en

México sean de origen primario es particularmente interesante ya que éstas han sido poco estudiadas (por lo anterior, en este trabajo [capítulo 1] se plasman algunas de las ideas por las cuales las sabanas de origen primario deberían ser examinadas).

La distribución de los bosques tropicales y las sabanas a menudo está correlacionada con la variación en la fertilidad del suelo (Askew *et al.*, 1970; Ruggiero *et al.*, 2002). Estudios sobre la fertilidad del suelo entre los bosques tropicales y las sabanas han documentado que los suelos de los bosques tropicales frecuentemente tienen mayores concentraciones de nutrientes esenciales para la supervivencia y crecimiento de las plantas, tales como el fósforo, nitrógeno, potasio y carbono orgánico (Mangan *et al.*, 2010; van der Sande *et al.*, 2018). Las diferencias en la fertilidad del suelo entre ambos ecosistemas pueden modular la composición de especies de plantas (Mangan *et al.*, 2010; van der Sande *et al.*, 2018), pero se desconoce la respuesta de los microorganismos a dichos cambios, y cómo estos cambios (en la diversidad de microorganismos) pueden influir en la nutrición vegetal y por lo tanto en el crecimiento y sobrevivencia de las plantas (Zangaro *et al.*, 2012; Zangaro *et al.*, 2013; Martínez-García *et al.*, 2015). Hasta ahora, pocos estudios han explorado el papel del suelo y los microorganismos en la distribución de los bosques tropicales y las sabanas. La evidencia reciente con respecto al papel de los microorganismos en los ecosistemas tropicales sugiere que los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) juegan un papel importante en el mantenimiento de estos ecosistemas (Zangaro *et al.*, 2012; Zangaro *et al.*, 2013; Martínez-García *et al.*, 2015). Pero, se desconoce si las diferencias en la diversidad, abundancia y colonización de HMA pueden afectar la estabilidad y dinámica de las sabanas y los bosques tropicales bajo un mismo paisaje.

Los HMA son un componente crucial de la ecología del suelo debido a su papel activo en la adquisición de agua y nutrientes para las plantas, especialmente el fósforo y nitrógeno, a menudo considerados como los nutrientes más limitantes para las plantas en los suelos tropicales (Van Der

Heijden *et al.*, 1998; Hodge y Fitter, 2010; Smith y Smith, 2011). Los HMA tiene un papel activo en la absorción de agua y nutrientes (fosforo y nitrógeno principalmente), mejora la supervivencia, el crecimiento, la resistencia a los patógenos y el estrés abiótico (Veiga *et al.*, 2013; Bender *et al.*, 2014; Wagg *et al.*, 2014; Van der Heijden *et al.*, 2015). Las interacciones entre los HMA y las plantas regulan el crecimiento vegetal y a su vez los cambios en la estructura y composición de las comunidades vegetales (Van der Heijden *et al.*, 2015).

En los bosques tropicales y sabanas existe gran diversidad de HMA y elevados niveles de colonización de raíces por parte de estos microorganismos (Harntnett *et al.*, 2004; Tchavi *et al.*, 2008), en comparación con otros ecosistemas (Tchabi *et al.*, 2008). En suelos pobres en nutrientes de los bosques tropicales y sabanas muchas especies de plantas son necesariamente dependientes de HMA y sólo pueden sobrevivir si son colonizadas por micorrizas (Janos, 1980; Picone, 2000). A pesar de su papel clave de los HMA en el funcionamiento de los ecosistemas, se conoce poco acerca de la interacción planta-HMA en suelos con diferente nivel de fertilidad. En este sentido es necesario realizar experimentos donde se pueda evaluar el efecto combinado del suelo y los HMA sobre las especies características de las distintas etapas sucesionales de los bosques tropicales y las sabanas. Un factor adicional a esto es que los bosques tropicales y sabanas están desapareciendo rápidamente quedando rodeados por ecosistemas modificados por el hombre y se sabe muy poco acerca de los cambios subyacentes sobre la riqueza de especies de HMA, densidad de esporas y colonización de raíces, asociados con las diferencias observadas en la vegetación.

## **Referencias**

- Askew, G, Moffatt, D, Montgomery, R y Searl, P. (1970). Interrelationships of soils and vegetation in the savanna-forest boundary zone of North-Eastern Mato Grosso. *The Geographical Journal*, 136: 370-376.
- Beard, JS. (1953). The savanna vegetation of northern tropical America. *Ecological Monographs*, 23: 149-215.
- Bender, SF, Valadares, RBDS, y Taudiere, A. (2014). Mycorrhizas: Dynamic and complex networks of power and influence. *New Phytologist*, 204: 15-18.
- Bond, WJ. (2008). What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 641-659.
- Bourlière, F y Hadley, M. (1970). The ecology of tropical savannas. *Annual review of Ecology and Systematics*, 1: 125-152.
- Furley, PA. (1992). Edaphic changes at the forest-savanna boundary with particular reference to the neotropics. En: Furley, PA, Proctor, J, Ratter, JA, eds. *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. London, UK: Chapman and Hall, pp. 91-117.
- Gómez-Pompa, A. (1978). *Ecología de la vegetación del estado de Veracruz C.E.C.S.A.*
- Hartnett DC, Potgieter AF y Wilson GW. (2004) Fire effects on mycorrhizal symbiosis and root system architecture in southern African savanna grasses. *African Journal of Ecology*, 42: 328-337.
- Hodge, A y Fitter, AH. (2010). Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 13754-13759.
- Hopkins, B. (1992). Ecological processes at the forest-savanna boundary. En: Furley, PA, Proctor, J, Ratter, JA, eds. *Nature and dynamics of the forest-savanna boundaries*. London, UK: Chapman and Hall, pp. 21-33.

- Janos DP. (1980) Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica*, 56-64.
- Kellman, M. (1984). Synergistic relationships between forest fire and low soil fertility in neotropical savannas: a hypothesis. *Biotropica*, 16: 158-160.
- López-Olmedo, LI, Pérez-García, EA y Meave, JA. (2007). Floristic and structural contrasts between natural savannas and anthropogenic pastures in a tropical dry landscape. *The Rangeland Journal*, 29: 181-190.
- Mangan, SA, Schnitzer, SA, Herre, EA, Mack, KM, Valencia, MC, Sanchez, EI, y Bever, JD. (2010). Negative plant–soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, 466: 752.
- Martínez-García, LB, Richardson, SJ, Tylianakis, JM *et al.* (2015). Host identity is a dominant driver of mycorrhizal fungal community composition during ecosystem development. *New Phytologist*, 205: 1565-1576.
- Pennington, TD y Sarukhán, J. (2005). *Arboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Tercera edición, FCE, UNAM, México DF.*
- Pérez- García, EA y Meave, JA. (2006). Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. *Journal of Biogeography*, 33: 438-447.
- Picone C. (2000). Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica*, 32: 734-750.
- Ruggiero, PGC, Batalha, MA, Pivello, VR y Meirelles, ST. (2002). Soil vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, southeastern Brazil. *Plant Ecology*, 160: 1-16.
- Rzedowski J. (1978). *Vegetación de México. Editorial Limusa, México, DF. México. 432 Pp.*
- Sarmiento, G. (1984). *Ecology of neotropical savannas, Harvard University Press.*

- Smith, SE, y Smith, FA (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology*, 62: 227-250.
- Staver, AC, Archibald, S y Levin, SA. (2011). The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science*, 334: 230-232.
- Tchabi A, Coyne D, Hountondji F, Lawouin L *et al.* (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.
- Tinley, KL. (1982). The influence of soil moisture balance on ecosystem patterns in southern Africa. En: Huntley, BJ, Walker, BH, eds. *Ecology of tropical savannas*. Berlin, Germany: Springer-Verlag, pp. 175-192.
- van der Heijden MG, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P *et al.* (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396: 69-72.
- van der Heijden, MG, Martin, FM, Selosse, MA, y Sanders, IR. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: The past, the present, and the future. *New Phytologist*, 205: 1406-1423.
- van der Sande, MT, Arets, EJ, Peña-Claros, M, Hoosbeek, MR, Cáceres-Siani, Y, van der Hout, P y Poorter, L. (2018). Soil fertility and species traits, but not diversity, drive productivity and biomass stocks in a Guyanese tropical rainforest. *Functional ecology*, 32: 461-474.
- Veiga, RS, Faccio, A, Genre, A, Pieterse, CM, Bonfante, P, y van der Heijden, MG. (2013). Arbuscular mycorrhizal fungi reduce growth and infect roots of the non-host plant *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell and Environment*, 36: 1926-1937.

- Wagg, C, Bender, SF, Widmer, F, y van der Heijden, MG. (2014). Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111: 5266-5270.
- Woodward, F, Lomas, M y Kelly, C. (2004). Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359: 1465-1476.
- Zangaro W, Ansanelo AP, Lescano LEAM, Alves RA *et al.* (2012). Infection intensity, spore density and inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi decrease during secondary succession in tropical Brazilian ecosystems. *Journal of Tropical Ecology*, 28: 453-462.
- Zangaro W, Rostirola LV, de Souza PB, de Almeida Alves R *et al.* (2013). Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in southern Brazil. *Mycorrhiza*, 23: 221-233.

## CAPITULO II

### **Las sabanas en México: ¿una pieza de museo!**

Jonás Álvarez-Lopezello

Publicado en: Desde el Herbario CICY

**Citar como:** Álvarez-Lopezello, J. (2017). Las sabanas en México: ¿una pieza de museo! *Desde el Herbario CICY*, 9: 89–92.

## **Las sabanas en México: ¿una pieza de museo!**

Jonás Álvarez-Lopezello

Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR Oaxaca, Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca

71230, México

### **Resumen.**

Debido al ritmo tan precipitado al cual están desapareciendo los ecosistemas en México, no resulta demasiado aventurado presagiar que en escasos años, a las sabanas sólo las conoceremos como piezas de museos, esto es terriblemente angustiante, pero: ¿qué sabemos? y ¿qué nos falta por conocer? de estas comunidades tan olvidadas por botánicos y ecólogos, y que actualmente se encuentran en riesgo de extinción, debido al impacto de las actividades humanas. Aquí se presenta un breve esbozo general acerca de estas interrogantes.

**Palabras clave:** Biodiversidad, conservación, ecosistemas tropicales, extinción, perturbación.

Sin lugar a dudas, los primeros humanos desde sus más tempranos pasos, han tenido una gran incidencia sobre todos los ecosistemas -terrestres y marinos-. Uno de los ecosistemas terrestres con el impacto más evidente son las sabanas. Por desgracia, los estudios botánicos y ecológicos sobre sabanas, no han causado mucho eco en la comunidad científica mexicana, y es bastante lo que se ignora de éstas. No obstante, lo poco que se sabe invita a conjeturar que muchas sabanas en el país, podrían tener un origen primario (natural); contrario a lo que se ha creído durante décadas (Pennington y Sarukhán, 2005). Pero: ¿qué es una sabana? y ¿cuál es su importancia?

Las sabanas son áreas o regiones dominadas en su mayoría, por praderas de gramíneas con pocos árboles y/o arbustos aislados entre sí, o formando pequeños manchones (Miranda y

Hernández, 1963) (Figura 1). Su importancia radica en el hecho de que cubren una quinta parte de la superficie del planeta y contribuyen con aproximadamente el 30 % de la productividad primaria neta terrestre (equivalente a la aportación de los bosques tropicales) (Scholes y Archer, 1997; Field *et al.*, 1998) y junto con los bosques tropicales, son uno de los ecosistemas con mayor biodiversidad de plantas (Pérez-García y Meave, 2006; Wilson *et al.*, 2012).

Ahora bien, si las sabanas son tan importantes ¿por qué han sido relegadas por tanto tiempo? Las dos principales razones de esto son: (1) a los botánicos y ecólogos, no les parecen tan atractivas como lo son los bosques templados y tropicales; y (2) porque a menudo resulta difícil distinguir entre una sabana de origen primario (natural) y una sabana de origen secundario (derivada de las actividades antrópicas, sobre los bosques tropicales). Debido a esto, la salida “fácil” ha sido clasificarlas como comunidades de tipo secundario. Sin embargo, la evidencia fósil (expansión de los pastos C4), ha demostrado que las sabanas tropicales se distribuyeron en América hace unos 7-8 millones de años, antes de la aparición de los primeros humanos (Keeley y Rundel, 2005).

En América, el límite más norteño de la distribución de las sabanas es México (Pérez-García y Meave, 2006). En el país, las sabanas naturales están pobremente representadas y cubren un porcentaje muy bajo del territorio nacional (quizá menos del 1 %). En años recientes, se ha propuesto que las sabanas y bosques tropicales tienen un origen en común a partir de un mismo tipo de vegetación, y que ambos ecosistemas pueden estar presentes bajo las mismas condiciones climáticas (Miranda y Hernández, 1963; Pérez-García y Meave, 2006); pero estas especulaciones tampoco han convencido del todo a la comunidad científica mexicana, pese a que estas ideas son ampliamente aceptadas por muchos investigadores en todo el mundo.

¿Cuáles son las consecuencias de clasificar a las sabanas como comunidades de origen secundario? En las sabanas naturales en los últimos años, podrían haber ocurrido numerosas extinciones que dejamos de percibir por falta de información. Probablemente en las décadas

siguientes la tasa de declive sea aún mayor, debido a que en México muchas de ellas están siendo reemplazadas -en mayor medida- por tierras de cultivo, potreros para ganadería, introducción de especies exóticas, plantaciones forestales y programas de protección contra incendios (Álvarez-Lopezello, 2014) (Figura 2). Evidentemente, ello ha producido una severa reducción de estos ecosistemas, orillándolos al borde de la desaparición. Actualmente, en la planicie costera del Golfo de México cerca del 90 % de las sabanas han sido devastadas (observación personal) a causa de las actividades antrópicas antes mencionadas.

¿Qué nos falta por conocer a cerca de las sabanas? ¡Uf! El estudio de las sabanas en México aún se encuentra en pañales. Aclaro: a pesar de que los primeros informes acerca de los tipos de vegetación en México tienen poco más de cinco décadas (Miranda y Hernández, 1963; Rzedowski, 1978), hasta la fecha en ninguno de ellos existe una clasificación formal a cerca de las sabanas; por ello, es de suma importancia: (1) documentar la diversidad de especies presentes en estos ecosistemas; (2) clasificar los distintos tipos de sabanas, es decir, existen sabanas en zonas inundables como las de Tabasco, sabanas con afinidad hacia las regiones secas como en Oaxaca (Nizanda), y sabanas con afinidades hacia las regiones húmedas como las de Chiapas y Oaxaca (contiguas con las selvas altas perennifolias), las cuales seguramente difieren en cuanto a su composición florística; (3) conocer la dinámica poblacional de las especies nativas, sus historias de vida e interacciones con otras especies (por ejemplo, herbívoros); (4) evaluar la dependencia de las especies (pirofilicas) con el fuego; y (5) establecer estrategias de restauración, conservación y aprovechamiento sostenible de la biodiversidad presente en dichas comunidades. En consecuencia, es primordial atender estas necesidades debido al crecimiento de la población humana que se ha suscitado en las últimas décadas en las regiones tropicales del país, antes de que las sabanas desaparezcan por completo, y solo las futuras generaciones las conozcan a través de los museos.

## Referencias

- Álvarez-Lopezello J. 2014. Regeneración de una selva alta perennifolia en el Bajo Mixe, Oaxaca, utilizando plantaciones de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* como facilitadoras. Tesis maestría. CIIDIR-Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Oaxaca, México.
- Field C.B., Behrenfeld M.J., Randerson J.T. y Falkowski P. 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281: 237-240.
- Keeley J.E. y Rundel P.W. 2005. Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands. *Ecology Letters* 8: 683- 690.
- Miranda F. y Hernández X.E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29- 178.
- Pennington T.D. y Sarukhán J. 2005. Árboles Tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, México. 523 Pp.
- Pérez-García E.A. y Meave J.A. 2006. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. *Journal of Biogeography* 33: 438-447.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, México, DF. México. 432 Pp.
- Scholes R.J. y Archer S.R. 1997. Tree grass interactions in savannas 1. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 517-544.
- Wilson J.B., Peet R.K., Dengler J. y Pärtel M. 2012. Plant species richness: the world records. *Journal of Vegetation Science* 23: 792-802.



**Figura 1.** Sabana ubicada en la planicie costera del Golfo de México, Oaxaca (Bajo Mixe), México.

(Fotografía: Jaime Escarpita Herrera, tomada a principios de los 70's).



**Figura 2.** Principales causas de la desaparición de las sabanas en la planicie costera del Golfo de México, Oaxaca (Bajo Mixe), México. A. Establecimiento de plantaciones forestales de *Pinus caribaea* Morelet var. *hondurensis* (Sénécl.) W.H.G. Barrett y Golfari. B. Tierras de cultivo de maíz. C. Incremento en la frecuencia de los incendios. D. Introducción de especies exóticas. (Fotografías: A. Marco A. Mathus Morales. B, C, D. JAL).

### **CAPITULO III**

#### **Diversidad de esporas de hongos micorrízicos arbusculares en ecosistemas neotropicales modificados por humanos**

Jonás Álvarez-Lopezello, Rafael F. del Castillo, Celerino Robles, Laura Verónica Hernández-  
Cuevas

Publicado en: Ecological Research

**Citar como:** Álvarez-Lopezello, J., del Castillo, R., Robles, C. and Hernández-Cuevas, L.V.  
(2019). Spore diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in human-modified neotropical  
ecosystems. *Ecological Reseach*, 34(3), 394-405.

## **Diversidad de esporas de hongos micorrízicos arbusculares en ecosistemas neotropicales modificados por humanos**

Jonás Álvarez-Lopezello<sup>1</sup>, Rafael F. del Castillo<sup>1</sup>, \* Celerino Robles<sup>1</sup>, Laura V. Hernández-Cuevas<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR-Oaxaca, Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, 71230, México

<sup>2</sup>Universidad Autónoma de Tlaxcala, CIGyA, Ciencias Biológicas, km 105, Texmelucan-Ixtacuixtla, Tlaxcala, 90120, México

\*Autor para correspondencia: fsanchez@ipn.mx

### **Resumen**

Los paisajes neotropicales son diversos mosaicos de ecosistemas que suelen resultar de diferentes grados de intervención humana. Aunque fácilmente reconocibles por su vegetación, la microbiota del suelo asociada, la cual incluye a los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) es poco conocida. En México, la selva tropical nativa y las sabanas nativas están desapareciendo rápidamente, quedando en pocos lugares rodeados por ecosistemas modificados por el hombre. Se desconoce, sin embargo, cómo estos tipos de vegetación difieren en sus comunidades de HMA. Se comparó la diversidad de esporas, la densidad de esporas y la colonización de raíces de HMA en mosaicos contiguos de selva alta perennifolia, sabana (natural) y el sotobosque de dos plantaciones de pino, una manejada y la otra no manejada (sin chapeo). Se detectaron especies indicadoras asociadas a la selva tropical. La sabana mostró los valores más altos de colonización de raíces de HMA y la densidad de esporas más baja. Por el contrario, la mayor densidad de esporas y las tasas más bajas

de colonización de raíces se encontraron en la selva tropical. El sotobosque de las plantaciones de pino mostró valores intermedios de densidad de esporas y colonización entre la selva tropical y la sabana. No se detectaron diferencias significativas en la estacionalidad (entre las estaciones seca y lluviosa), en la riqueza de especies de HMA, la densidad de esporas y la colonización de raíces dentro de los tipos de vegetación (excepto la colonización de raíces en la sabana). La capacidad de intercambio catiónico del suelo, el fósforo y el nitrógeno se asociaron negativamente con la densidad de esporas y la riqueza de especies de HMA. Éstos hallazgos sugieren que los tipos de vegetación contiguos muestran diferencias significativas en la composición de las especies de HMA, la densidad de esporas y la colonización de las raíces, y estas diferencias pueden explicarse en parte por las propiedades del suelo y los niveles de intervención humana.

**Palabras clave:** Estructura de la comunidad; prácticas de manejo; *Pinus caribaea*; sabana; bosque tropical.

## **Introducción**

Los paisajes neotropicales modernos suelen ser mosaicos (> 250 km<sup>2</sup>) de una variedad de tipos de vegetación, de los cuales parches (1–250 km<sup>2</sup>) de vegetación nativa, incluidos bosques tropicales y sabanas, se están desvaneciendo rápidamente en favor de las plantaciones forestales y otros ecosistemas creados por el hombre. Si bien las diferencias en la composición de especies de plantas entre estos mosaicos son relativamente fáciles de detectar y se han documentado (por ejemplo, Bond y Parr 2010), la microbiota del suelo que subyace a tales mosaicos ha sido poco estudiada. En este sentido, los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) son particularmente importantes al menos por tres razones: han sido poco estudiados en el neotrópico, su papel en la nutrición de las plantas y su importancia en la conservación.

Primero, los HMA son comunes en los bosques tropicales (Marinho *et al.* 2018), mientras que los hongos ectomicorrízicos son colonizadores de árboles y arbustos en bosques templados (Finaly 2008). Los HMA son parte de un componente desatendido de la biodiversidad neotropical, cuyas asociaciones con otros elementos de la biota como la vegetación y su respuesta a la intervención humana han sido poco estudiadas (Van der Heyde *et al.* 2017), y los pocos estudios disponibles revelan resultados conflictivos. En los bosques tropicales, algunos estudios han demostrado que, a corto plazo, la diversidad de especies de HMA no se ve afectada por la tala y quema (Aguilar-Fernández *et al.* 2009); mientras que otros estudios revelan que las especies de HMA tienden a disminuir, con mayores niveles de perturbación (Sheldrake *et al.* 2017). En las sabanas, las especies de HMA se ven fuertemente afectadas por el fuego (Lovera y Cuenca, 1996; Hartnett *et al.* 2004; Tchabi *et al.* 2008; Coutinho *et al.* 2015). Es probable que estos resultados contrastantes requieran la consideración no solo de la vegetación de dichos sitios, sino también de las relaciones de HMA con las propiedades del suelo y las especies hospedadoras (Lovelock *et al.* 2003; Treseder 2004; Soka y Ritchie 2018). La vulnerabilidad contrastante a las perturbaciones humanas detectadas entre las diferentes especies de HMA advierte sobre la generalización de las relaciones de HMA con las perturbaciones. Por ejemplo, *Glomus* sp. y *Acaulospora* sp. se han reportado como especies generalistas y muestran una pequeña respuesta a las modificaciones ambientales; mientras que *Scutellospora* sp. y *Gigaspora* sp. han sido reportadas como altamente vulnerables a las perturbaciones (Cuenca *et al.* 1998; Treseder y Allen 2002; Alguacil *et al.* 2010). Además, los cambios estacionales de la diversidad de HMA dentro de los sitios hacen que sea difícil comparar los resultados publicados que no han considerado este tipo de variaciones (Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1999; Picone 2000; Muthukumar *et al.* 2003; Aidar *et al.* 2004; Cuenca y Lovera 2010; Zangaro *et al.* 2012; Zangaro *et al.* 2013).

Segundo, los HMA son un componente crucial de la ecología del suelo debido a sus papel activo en la adquisición de agua y nutrientes (fósforo y nitrógeno) para las plantas, especialmente el fósforo, a menudo considerado como el nutriente más limitante para las plantas en los suelos tropicales (Hodge y Fitter 2010; Smith y Smith 2011). La biodisponibilidad de las plantas de algunos nutrientes minerales, como el fósforo, no solo se mejora a través de los HMA sino también a través de las interacciones bacterianas con los HMA (por ejemplo, Zhang *et al.* 2014). No es sorprendente que los HMA a menudo mejoren la supervivencia, el crecimiento, la reproducción y la resistencia a factores bióticos y abióticos en las plantas (Veiga *et al.* 2013; Bender *et al.* 2014; Wagg *et al.* 2014; van der Heijden *et al.* 2015).

En tercer lugar, debido a sus funciones ecológicas cruciales, los HMA deben considerarse en cualquier intento de conservar, gestionar o restaurar los ecosistemas tropicales nativos (Kardol y Wardle 2010; Chaudhary *et al.* 2018). Además, los HMA son potencialmente importantes ya que la capacidad de los ecosistemas tropicales para responder a las perturbaciones puede verse influida por la capacidad de la comunidad de los HMA para responder a dichos cambios (Griffiths y Philippot 2013).

El límite más norteño de las selvas tropicales y las sabanas tropicales húmedas en América se encuentran en la planicie costera del Golfo de México en el sureste de México (Miranda y Hernández, 1963). Sin embargo, la extensión de estos ecosistemas se ha reducido drásticamente, principalmente a expensas de las alteraciones severas de los ecosistemas (Dirzo y García 1992). El establecimiento de plantaciones forestales es un ejemplo. Sin embargo, poco se sabe acerca de los cambios subyacentes en la microbiota del suelo asociados con los cambios observados en la vegetación sobre el suelo. El presente es un enfoque preliminar para comprender tales cambios centrados en las especies de HMA en una reserva compuesta por un mosaico de selva tropical, sabana y dos plantaciones de pino, en una de las cuales se eliminaron las plantas del sotobosque y

en la otra se dejaron intactas. Se exploró cómo los ecosistemas neotropicales húmedos contiguos con distintos grados de intervención humana y vegetación varían en su riqueza de especies de esporas, densidad de esporas y colonización de raíces. Dado que dichos parámetros podrían cambiar según la estación (Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1999; Cuenca y Lovera 2010; Zangaro *et al.* 2012; Zangaro *et al.* 2013), se tomaron muestras de HMA durante las estaciones seca y lluviosa. Finalmente se exploró la relación entre las propiedades del suelo con la densidad de esporas de HMA y la riqueza de especies.

## **Materiales y métodos**

### *Área de estudio*

Este estudio se realizó en la reserva ecológica Jorge L. Tamayo (17° 26' – 17° 29' N, y 95° 27' – 95° 37' W), en el municipio de San Juan Cotzocón en la región del Bajo Mixe, Oaxaca, México. La altitud oscila entre los 100 y los 300 m. El clima es cálido con lluvias en verano. La temperatura mínima media en el mes más frío (Enero) es de 10 °C y la temperatura máxima promedio en el mes más cálido (Abril) es de 39 °C, con una media anual de 25 °C. La precipitación media anual es de 2300 mm, con una temporada de lluvias de Julio a Septiembre (más de 600 mm por mes) y una estación seca de Enero a Abril (menos de 60 mm por mes). Los suelos son luvisoles; la capa superior del suelo (horizonte A) es delgada y rocosa (Reyes y Zamora, 1977). Dentro de la reserva las plantaciones forestales de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* se establecieron en 1974, en áreas antes ocupadas por una sabana. Las plantaciones tenían como objetivo proporcionar pulpa para la fabricación de papel. Sin embargo, la empresa a la que se destinaba la madera pasó a materiales reciclados en lugar de pasta de madera para la fabricación de papel (Sánchez-Montalvo *et al.* 2008). Como resultado, se abandonó parte de la plantación y se estableció un sotobosque, compuesto

principalmente por especies pioneras de etapas sucesionales tempranas e intermedias de selva tropical, como *Alibertia edulis*, *Cecropia obtusifolia*, *Dialium guianense* y *Terminalia amazonia*. En otras secciones de la plantación (plantación con manejo), el sotobosque se chapeó continuamente, lo que dio como resultado el desarrollo de un sotobosque de gramíneas dominado por *Bulbostylis* sp., *Cyperus* sp., *Panicum* sp. y *Paspalum* sp. Además de esas áreas, parte de la reserva está ocupada por áreas relativamente bien conservadas de selva tropical y sabana. El ecosistema de selva tropical es un típico bosque tropical lluvioso de tierras bajas, en el que *Terminalia amazonia* y *Vochysia* sp. son las especies dominantes. La sabana adyacente (mantenida por incendios; 1–3 veces por año) está compuesta de árboles intercalados, como *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia* y *Quercus* sp., y una capa herbácea dominada por especies de graminoides, como *Bulbostylis* sp., *Cyperus* sp., *Hyparrhenia hirta*, *Panicum* sp. y *Paspalum* sp. (Reyes y Zamora 1977). Por lo tanto, el mosaico de áreas de bosques y sabanas junto con plantaciones de pinos con niveles de manejo contrastantes brindan una oportunidad inusual para comparar en parches contiguos pero altamente heterogéneos las comunidades de HMA en el suelo en áreas tropicales húmedas de tierras bajas. Todas las especies de plantas dominantes en la selva tropical, la sabana y el sotobosque de ambas plantaciones de pino tienen afinidad por las especies de HMA (por ejemplo, Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1999; Tchabi *et al.* 2008; Zangaro *et al.* 2012), excepto *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, que tiene una afinidad por las especies ectomicorrízicas (Sánchez-Montalvo *et al.* 2008).

#### *Muestreo y análisis de suelos*

Se seleccionaron tres sitios en la selva tropical (BTP), dos sitios en la sabana (SAB) y dos sitios de cada plantación de pino. Se muestrearon un total de 32 parcelas de 10 X 10 m, ocho para cada tipo de vegetación (BTP, SAB y las dos plantaciones de pino). Los detalles de cada parcela de muestreo,

incluidas sus coordenadas geográficas, altitud, tipo de vegetación y especies de plantas dominantes, se muestran en el Cuadro 1. Las parcelas se ubicaron a una distancia mínima de 100 m entre sí. En cada parcela, recolectamos al azar 20 núcleos de suelo (224 g cada núcleo, con un volumen de 229.5 cm<sup>3</sup> aproximadamente) a nivel rizosférico (20 cm de profundidad). Antes de tomar las muestras de suelo, la hojarasca se retiró manualmente. Las muestras de los 20 núcleos se homogeneizaron en una sola muestra. Debido a que la diversidad de esporas de HMA y la densidad de esporas pueden variar según la estación, las muestras de suelo se recolectaron durante la temporada de lluvias (Agosto de 2015) y la estación seca (Febrero de 2016). Las muestras de suelo se almacenaron en bolsas de plástico y se transportaron al Laboratorio de suelos del Centro de Investigación Interdisciplinario para el Desarrollo Integral Regional - Instituto Politécnico Nacional (CIIDIR-IPN), en Oaxaca, México. Cada una de las muestras de suelo se dividió en dos lotes: uno para la densidad de las esporas y la colonización de las raíces, y el otro para los análisis físicos y químicos del suelo. Las muestras de suelo para la densidad de esporas de HMA y la colonización de las raíces se almacenaron en un refrigerador a 4–5 °C hasta su procesamiento. Las muestras destinadas a los análisis de suelo se secaron al aire en un invernadero durante 72 horas, se molieron y se tamizaron con una malla de 2 mm. Para cada muestra, se midió la textura del suelo mediante el método de Bouyoucos (Gee y Bauder, 1986), pH (H<sub>2</sub>O) y conductividad eléctrica (CE), con un potenciómetro digital (Hanna® HI98129), carbono orgánico del suelo y materia orgánica del suelo (MO) con el método Walkley-Black (Nelson y Sommers, 1982), fósforo disponible (P) con el método Bray y Kurtz (Bray y Kurtz, 1945), nitrógeno inorgánico (N) con el método Micro-Kjeldahl (Mulvaney, 1996), capacidad de intercambio catiónico (CIC) utilizando NH<sub>4</sub>OAc, y los cationes intercambiables de Ca y Mg (Chapman, 1965).

### *Densidad de esporas de HMA e identificación de especies*

La recuperación de esporas y esporocarpos (del suelo) y el recuento de esporas (a nivel de especie) se realizaron mediante el método de tamizado en húmedo y decantación (1000, 500, 250, 150 y 40  $\mu\text{m}$ ), seguido de centrifugación en una solución de sacarosa (20 y 60 % y centrifugado a 1800 rpm). Las esporas y esporocarpos en condiciones correctas, por ejemplo: esporas completas, brillantes y turgentes con la presencia de citoplasma, fueron las que se consideran como no degeneradas. Todas las esporas y los esporocarpos se montaron en portaobjetos de vidrio con alcohol polivinílico + ácido láctico + glicerol y reactivo de Melzer (para el recuento, los esporocarpos se dispersaron, y cada espóra se contó como una). Las esporas se identificaron con un microscopio de contraste de interferencia Nomarski (Nikon optiphot-II). La determinación de las especies se realizó consultando las descripciones especializadas de especies de los diferentes géneros, la información de la “International Culture Collection of (vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi” (INVAM 2016; West Virginia, EE. UU.) y la página web de Schüßler ([www.amf-phylogeny.com/](http://www.amf-phylogeny.com/)). El sistema de clasificación sigue a Redecker *et al.* (2013).

### *Extracción de raíces y estimación de la colonización micorrízica*

Para este estudio, se excluyeron las raíces de árboles ectomicorrízicos como los pinos. En este análisis solo se usaron raíces finas vivas (2 mm de diámetro, aproximadamente) extraídas de muestras de suelo en cada parcela. Las raíces se reconocieron a partir de muestras de raíces bajo un microscopio estereoscópico, basadas en el color, la elasticidad y el grado de cohesión de la corteza (Röderstein *et al.* 2005; Zangaro *et al.* 2013). La longitud total de las raíces examinadas por parcela fue de 50 cm (20 segmentos de raíz X 2.5 cm de longitud). La colonización total de los HMA se calculó utilizando el método de intersección magnificada observando la presencia de

diferentes estructuras de HMA (arbusculos, esporas, vesículas, e hifas) a 40 y 100 aumentos (McGonigle *et al.* 1990).

### *Análisis de los datos*

Se generaron curvas de acumulación de especies (modelo Clench; Moreno y Halffter 2000) para proporcionar una estimación de la riqueza de especies en cada tipo de vegetación estudiada, utilizando el método basado en muestras de rarefacción con el programa “Estimates 9.0” (Colwell 2013). La riqueza de especies, la densidad de esporas y la colonización de las raíces de HMA se evaluaron mediante el análisis de varianza (ANOVA) de dos vías con el tipo de vegetación de estudio y la estación (seca y lluviosa) como variables explicativas; los valores que fueron significativos entre las estaciones (seca y lluviosa) se compararon individualmente en cada tipo de vegetación de estudio mediante pruebas t. Previo a los análisis estadísticos, la densidad de esporas y la riqueza de especies se transformaron logarítmicamente, y los valores de colonización de la raíz se transformaron con la función arcoseno para normalizar los datos. Se realizaron ANOVAs de una vía para comparar las propiedades del suelo de los cuatro tipos de vegetación. Las pruebas de Tukey ( $\alpha = 0.05$ ) se utilizaron para evaluar diferencias por pares entre las medias. Se exploró qué especies de HMA se asociaron con cada tipo de vegetación (y para todas sus combinaciones posibles; sin embargo, en la sección de resultados solo mostramos los tipos de vegetación que fueron significativos,  $p < 0.05$ ) con los análisis de especies indicadoras mediante la función “IndVal” con el paquete “indicspecies” (Dufrene y Legendre 1997; De Cáceres y Legendre 2009). El índice de Morisita-Horn (incidencia y abundancia de especies) se calculó para evaluar posibles similitudes entre los cuatro tipos de vegetación. Para identificar los principales tipos de ensamblaje, se utilizó el escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) mediante la función "metaMDS", basado en las diferencias calculadas con el índice de Bray-Curtis. Las diferencias en la composición de las

comunidades entre los tipos de vegetación se evaluaron mediante el análisis multivariado de varianza permutacional (PERMANOVA) (Anderson 2001), con la función de “Adonis” en el paquete “Vegan v2.4” (Oksanen 2015). También se exploró la relación entre las características del suelo y la densidad de esporas de HMA y la riqueza de especies utilizando modelos lineales generalizados (GLM) con el error de Poisson y la función “log link”. Las variables no significativas se eliminaron del modelo mediante un procedimiento de eliminación hacia atrás (Zeileis *et al.* 2008). Finalmente, exploramos la relación entre los tipos de ensamblaje y las propiedades del suelo mediante el análisis de redundancia (RDA). La importancia del modelo y los ejes se determinó mediante ANOVA ( $\alpha = 0.05$ ). Todos los análisis se realizaron utilizando el programa “R” (R Development Core Team 2017).

## **Resultados**

### *Propiedades del suelo*

Los suelos de las parcelas de estudio en cada tipo de vegetación mostraron bajos niveles de fertilidad y altos niveles de acidez (Cuadro 2). El suelo del bosque tropical presentó el pH más bajo y los niveles más altos de N, P, C orgánico, MO, CE y CIC, seguidos de las dos plantaciones de pino (con y sin manejo forestal) y la sabana. No se encontraron diferencias significativas en la textura (arcilla, limo y arena), y concentraciones de Ca y Mg en los suelos entre los tipos de vegetación estudiados.

### *Composición de especies y especies indicadoras*

Un total de 29 taxones de esporas de HMA incluidos en siete familias y 13 géneros se determinaron en los tipos de vegetación (Cuadro 3). *Glomus* y *Acaulospora* fueron los géneros más abundantes,

cada uno con siete especies. Las curvas de acumulación de especies mostraron que al menos el 86 % del número máximo esperado de especies de los tipos de vegetación se muestrearon (Figura 3). Se detectaron pocas especies indicadoras asociadas a los tipos de vegetación estudiados. *Glomus trufemii* y *Glomus* sp. 2 fueron las especies indicadoras del bosque tropical (Cuadro 4). *Glomus* aff. *spinuliferum* y *Gigaspora decipiens* fueron especies indicadoras tanto del bosque tropical como de la sabana combinados. *Claroideoglomus drummondii* fue la especie indicadora de las dos plantaciones de pino (con y sin manejo forestal). *Funneliformis geosporus*, *Rhizophagus fasciculatus* y *Glomus glomerulatum* pueden considerarse especies generalistas porque se encontraron indistintamente en cualquiera de los tipos de vegetación estudiados (Cuadro 3).

#### *Riqueza de especies y similitud*

No se detectaron diferencias significativas en la riqueza de especies de esporas de HMA ( $F_{[3,60]} = 2.41, p > 0.05$ ; Figura 4) entre los tipos de vegetación estudiados y entre las estaciones seca y lluviosa ( $F_{[1,62]} = 0.45, p > 0.05$ ; Figura 4). Los tipos de vegetación estudiados mostraron diferentes niveles de similitud en la composición de esporas de HMA (Cuadro 5). La sabana y la plantación de pinos sin manejo forestal fueron los tipos de vegetación más similares (0.96), mientras que el bosque tropical y la plantación de pinos con manejo forestal mostraron la menor similitud (0.48). La plantación sin manejo forestal fue la más similar a los dos tipos de vegetación nativa estudiada (bosque tropical y sabana) en la composición de esporas. El NMDS mostró diferencias en las composiciones de la comunidad entre los cuatro tipos de vegetación (PERMANOVA = 6.38,  $p < 0.001$ ; Figura 5).

#### *Densidad de esporas y colonización de raíces*

La densidad de esporas de HMA y la colonización de las raíces mostraron patrones contrastantes entre los tipos de vegetación. El bosque tropical mostró la mayor densidad de esporas ( $F_{[3,60]} =$

9.65,  $p < 0.001$ ; Figura 6), pero los niveles más bajos de colonización de raíces ( $F_{[3,60]} = 6.29$ ,  $p < 0.001$ ; Figura 7) tanto en la época seca como en la lluviosa. En contraste, la sabana exhibió la menor densidad de esporas y los niveles más altos de colonización de raíces. La plantación de pino sin manejo forestal mostró valores similares de densidad de esporas con el bosque tropical, mientras que la plantación de pino con manejo mostró valores cercanos a la sabana. Por el contrario, la plantación de pinos con manejo mostró valores similares de colonización de raíces al bosque tropical, mientras que la plantación de pinos sin manejo forestal mostró valores cercanos a la sabana. No se observaron diferencias estadísticamente significativas en la densidad de esporas entre la estación lluviosa y seca ( $F_{[1,62]} = 0.72$ ,  $p > 0.05$ ). Sin embargo, se detectó un efecto estacional significativo en la colonización de la raíz ( $F_{[1,62]} = 11.46$ ,  $p < 0.001$ ), pero esta diferencia solo fue significativa en la sabana, en la cual la estación lluviosa tuvo los valores más altos ( $t = 6.60$ ,  $p < 0.001$ ).

#### *Relación entre las características del suelo con la densidad de esporas de HMA y la riqueza de especies*

La densidad de esporas de HMA y la riqueza de especies mostraron una relación significativa con las propiedades del suelo (Cuadro 6). Los análisis de GLM explicaron 68.26 % de la varianza de la densidad de esporas y 34.21 % de la riqueza de especies. La densidad de esporas parece aumentar significativamente con el pH del suelo, arena, arcilla y C orgánico, y parece disminuir sustancialmente a medida que aumentan los niveles de CIC, N, P, Ca y CE. La riqueza de especies de HMA parece aumentar con los niveles de P disponible, y disminuye a medida que aumentan los niveles de CIC, N y arena. El análisis de redundancia mostró que las especies de HMA en el bosque tropical y la sabana tienden a prevalecer en sitios con bajas concentraciones de N, P y valores altos de CIC, arcilla y arena (Figura 8). Por el contrario, la baja abundancia de especies en las dos

plantaciones de pino parece estar asociada con niveles bajos de magnesio y calcio. Sin embargo, las plantaciones de pino tienden a distribuirse en una gama más amplia de propiedades del suelo que la selva tropical y la sabana.

## **Discusión**

Los resultados obtenidos revelan asociaciones entre la riqueza de especies de HMA, la densidad de esporas y la colonización de raíces con el tipo de vegetación, las prácticas de manejo y las propiedades del suelo en un paisaje irregular en los trópicos húmedos de tierras bajas. Como regla general, los tipos de vegetación más contrastantes en las prácticas de manejo y los suelos también fueron los más contrastantes en la composición de las especies de HMA, la densidad de las esporas y la colonización de las raíces. De hecho, el bosque tropical y la sabana, con la mayor disimilitud en la composición de las plantas y la fertilidad del suelo, también fueron las más disímiles en la densidad de esporas y la colonización de las raíces. Del mismo modo, la plantación sin manejo (con un sotobosque compuesto por especies de árboles intermedios y de sucesión tardía de bosque tropical) fue más similar al bosque tropical, en cuanto a la composición de las esporas de HMA, y la plantación con manejo (con un sotobosque dominado por especies de gramíneas) se asemeja más a la sabana. Éstos hallazgos confirman que en las áreas tropicales húmedas las especies de esporas de HMA (Picone 2000; Aidar *et al.* 2004; Zangaro *et al.* 2012) y las raíces micorrizadas (Siqueira y Saggin-Júnior 2001; Muthukumar *et al.* 2003; Treseder y Cross 2006) tienden a asociarse con el tipo de vegetación y la fertilidad del suelo, como se ha encontrado en otros estudios realizados en bosques tropicales. Indudablemente, este escenario mostrado por las esporas no podría ser el mismo que el de las especies que colonizan a raíces, las cuales podrían albergar especies no esporuladas;

sin embargo, el enfoque morfológico trae resultados válidos y rápidos sobre las comunidades de HMA (Landis *et al.* 2004; Fernandes *et al.* 2016).

Estos resultados sugieren que la densidad de esporas no puede tomarse como un indicador de los niveles de éxito de colonización. De hecho, la sabana, que tiene los niveles más bajos de densidad de esporas, mostró los niveles más altos de colonización de raíces, mientras que el bosque tropical fue más abundante en densidad de esporas pero tuvo los niveles más bajos de colonización de raíces; sin embargo, éstos hallazgos deben tratarse con cuidado, ya que el bosque tropical tiene la mayor densidad de raíces hospedantes, debido a que en las selvas tropicales las raíces se producen continuamente en comparación con la sabana donde la tasa de producción de raíces es baja; esto podría causar niveles bajos de densidad de esporas con niveles más altos de colonización de raíces en comparación con el bosque tropical (por ejemplo, Zangaro *et al.* 2013; Kenzo *et al.* 2015), entonces, incluso un bajo porcentaje de colonización de raíces podría representar una abundancia inusual de HMA (capaz de soportar una alta esporulación). Sin embargo, se han encontrado resultados contrastantes en otros estudios. Por ejemplo, Zangaro *et al.* (2012) y Zangaro *et al.* (2013), encontraron una correlación positiva entre la densidad de esporas de HMA y la colonización de raíces en los bosques tropicales. Estos resultados contrastantes advierten sobre la generalización de las relaciones entre la colonización de raíces y la densidad de esporas y señalan la necesidad de considerar otros factores ecológicos para comprender las interacciones planta-HMA en paisajes neotropicales.

No se detectaron diferencias significativas dentro de los tipos de vegetación en cuanto a la riqueza de especies, la densidad de esporas y la colonización de raíces entre la estación seca y la lluviosa. La única excepción fue la sabana en la que la colonización de raíces fue mayor durante la temporada de lluvias, probablemente porque la colonización de raíces depende del crecimiento de nuevas raíces y en la estación de lluvias las especies de gramíneas tienen su mayor aumento en la

biomasa de raíces, que son altamente susceptibles a la colonización de HMA. Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999), y Zangaro *et al.* (2013) también encontraron que la colonización de las raíces fue mayor durante la temporada de lluvias y explican sus resultados por los aumentos en la producción de raíces finas durante esta temporada. Estos autores encontraron que la densidad de esporas tiende a ser mayor durante la temporada menos favorable para el crecimiento de las plantas (Guadarrama y Álvarez-Sánchez 1999; Zangaro *et al.* 2013). Sin embargo, otros estudios, han demostrado que la densidad de esporas es mayor en la temporada de lluvias (por ejemplo, Aidar *et al.* 2004).

La composición de especies de HMA y las propiedades del suelo parecen explicar, al menos en parte, los diferentes niveles de colonización de raíces observados entre los sitios. Las especies de HMA tienden a tener una gran afinidad por las especies de gramíneas (Hartnett *et al.* 2004; Tao *et al.* 2004; Antoninka *et al.* 2015). Las gramíneas son escasas en el bosque tropical, mientras que en la sabana son un componente dominante de la vegetación (Reyes y Zamora, 1977). Además, la ligeramente más alta colonización de raíces observada en la plantación con manejo en comparación con la encontrada en la plantación sin manejo podría apoyar esta afirmación (Cuadro 1), como en la plantación con manejo, con un sotobosque dominado por gramíneas. Por el contrario, el sotobosque de la plantación sin manejo estaba dominado por las especies sucesionales intermedias y tardías de bosque tropical, además de que las gramíneas no se podían detectar allí. Asimismo, la composición de las especies y las propiedades del suelo parecen ser un factor clave que afecta la colonización de las raíces. El bosque tropical exhibió una fertilidad más alta que la observada en la sabana; estos resultados están respaldados por los de Furley (1999) y Bond (2010). En particular, los niveles de nitrógeno y fósforo disponible fueron más altos en el bosque tropical. Con los niveles más altos de fertilidad del suelo, los beneficios de las asociaciones de micorrizas con la planta parecen disminuir a medida que la planta tiene menores necesidades de asociarse con las micorrizas

para obtener sus nutrientes del suelo (Alguacil *et al.* 2010; Hodge y Fitter 2010; Smith y Smith 2011). Por lo tanto, la consideración de la composición de las especies de plantas y los nutrientes del suelo puede ayudar a explicar el patrón de colonización de raíces observado (Zangaro *et al.* 2012; Zangaro *et al.* 2013).

Aunque las especies de HMA como grupo tienden a ser selectivas para un tipo particular de hábitat, como se mencionó anteriormente, tal selectividad parece ser poco común entre la mayoría de las especies de HMA estudiadas. De hecho, se encontraron pocas especies que podrían identificarse como distintivas de un tipo de hábitat dado. Sólo el bosque tropical tuvo especies indicadoras únicas. Se pudo detectar que otras pocas especies de HMA fueron distintivas de una combinación de dos o más tipos de vegetación, como las dos plantaciones, el bosque tropical y las sabanas juntos. Sin embargo, ninguna especie de HMA se pudo detectar como un indicador solo de la sabana. Quizás, la sabana es el tipo de vegetación más perturbada (debido a los incendios frecuentes), y esto podría ayudar a explicar la falta de selectividad de especies observada en este tipo de hábitat. Por otro lado, la presencia de especies indicadoras en el bosque tropical proporciona una razón adicional para preservar este tipo de vegetación, ya que puede albergar especies distintivas de HMA y podría albergar un grupo importante de especies de HMA que podrían colonizar otros sitios. Sin embargo, es necesaria una interpretación cuidadosa de estos resultados debido a las limitaciones de las determinaciones morfológicas basadas en muestras de campo debido a que no todas las especies de HMA son esporuladas al mismo tiempo, y las esporas pueden dañarse con frecuencia. En este último caso, las esporas se rechazan para revisión taxonómica o, si no están dañadas severamente, están sujetas a una aproximación taxonómica. Los enfoques moleculares podrían resolver estos problemas, pero su uso es limitado por la naturaleza multigenómica y polimórfica de los HMA. Además, es posible que las secuencias no revelen todos los taxones de HMA (Landis *et al.* 2004), ya que los marcadores genéticos preferiblemente

amplifican las Glomeraceae (Lekberg *et al.* 2018), lo que dificulta la correspondencia entre grupos de secuencias y morfoespecies (Redecker *et al.* 2003).

La relación entre las propiedades del suelo y la densidad de esporas de HMA y la riqueza de especies en paisajes con tipos de vegetación contrastantes es poco conocida. Éste tipo de trabajos proporcionan evidencia de que las propiedades del suelo están asociadas con la densidad de esporas y la riqueza de especies de HMA. De particular importancia es que a medida que aumenta el fósforo disponible en el suelo, la riqueza de especies de HMA tiende a aumentar, mientras que la densidad de las esporas tiende a disminuir (Beauregard *et al.* 2010). Algunos estudios recientes han demostrado una relación negativa entre el fósforo disponible y la riqueza de especies de HMA (por ejemplo, Carballar-Hernández *et al.* 2017). Otros estudios han demostrado que las altas concentraciones de fósforo disponibles no parecen influir en la diversidad de HMA (Beauregard *et al.* 2010). Por lo tanto, la relación entre el fósforo disponible y la riqueza de especies de HMA parece seguir patrones contrastantes en diferentes estudios. Las razones de tales asociaciones contrastantes con la riqueza de especies de HMA y el fósforo disponible justifican estudios adicionales dirigidos a mejorar nuestra comprensión de la relación entre los HMA y el fósforo disponible en los suelos.

En conclusión, estos hallazgos revelan diferencias importantes en la diversidad de esporas de HMA incluso entre tipos de vegetación contiguos pero contrastantes en paisajes neotropicales húmedos. Dichas diferencias podrían explicarse en parte por asociaciones de HMA con el tipo de vegetación, las prácticas de manejo y las propiedades del suelo. La densidad de esporas de HMA y la diversidad de esporas se asociaron con variables edáficas, tales como el nitrógeno y el fosforo disponibles. El bosque tropical y la sabana albergan una alta riqueza de especies y densidad de esporas de HMA; por lo tanto, podrían representar importantes refugios de especies de HMA. Finalmente, este estudio proporciona una razón adicional para preservar los bosques tropicales y

los parches de sabanas naturales en el límite norteño de su distribución, ya que pueden albergar especies distintivas de HMA y constituir un importante reservorio de esporas de HMA.

### **Agradecimientos**

Agradecemos al Instituto Politécnico Nacional por su apoyo logístico (SIP-20161449), a Raúl Rivera-García por su ayuda durante la colecta de muestras y a los revisores anónimos por sus sugerencias para la elaboración de este manuscrito. Jonás Álvarez-Lopezello agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca (266682).

### **Referencias**

- Aguilar-Fernández, M., Jaramillo, V. J., Varela-Fregoso, L., y Gavito, M. E. (2009). Short-term consequences of slash-and-burn practices on the arbuscular mycorrhizal fungi of a tropical dry forest. *Mycorrhiza*, 19, 179–186. doi: 10.1007/s00572-009-0229-2
- Aidar, M. P., Carrenho, R., y Joly, C. A. (2004). Aspects of arbuscular mycorrhizal fungi in an Atlantic forest chronosequence Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), SP., *Biota Neotropica*, 4, 1–13. doi: 10.1590/S1676-06032004000200005.
- Alguacil, del Mar M., Lozano, Z., Campoy, M. J., y Roldán, A. (2010). Phosphorus fertilization management modifies the biodiversity of AM fungi in a tropical savanna forage system. *Soil Biology and Biochemistry*, 42, 1114–1122. doi: 10.1016/j.soilbio.2010.03.012.
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32–46.

- Antoninka, A. J., Ritchie, M. E., y Johnson, N. C. (2015). The hidden Serengeti—Mycorrhizal fungi respond to environmental gradients. *Pedobiologia*, 58, 165–17. doi: 10.1016/j.pedobi.2015.08.001.
- Beauregard, M. S., Hamel, C., y St-Arnaud, M. (2010). Long-term phosphorus fertilization impacts soil fungal and bacterial diversity but not AM fungal community in alfalfa. *Microbial Ecology*, 59, 379–389. doi: 10.1007/s00248-009-9583-z.
- Bender, S. F., Valadares, R. B. D. S., y Taudiere, A. (2014). Mycorrhizas: Dynamic and complex networks of power and influence. *New Phytologist*, 204, 15–18. doi: 10.1111/nph.12991.
- Bond, W. J. (2010). Do nutrient-poor soils inhibit development of forests? A nutrient stock analysis. *Plant and Soil*, 334, 47–60. doi: 10.1007/s11104-010-0440-0.
- Bond, W. J., y Parr, C. L. (2010). Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation*, 143, 2395–2404. doi: 10.1016/j.biocon.2009.12.012.
- Bray, R. H., y Kurtz, L. T. (1945). Determination of total, organic and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science*, 59, 39–45.
- Carballar-Hernández, S., Hernández-Cuevas, L.V., Montañón, N. M., Larsen, J., Ferrera-Cerrato, R., Taboada-Gaytán, O. R., ... Alarcón, A. (2017). Native communities of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Capsicum annumm* L. respond to soil properties and agronomic management under field conditions. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 246, 43–51. doi: 10.1016/j.agee.2017.05.004.
- Chapman, H. D. (1965). Cation-exchange Capacity. In: Black, C. A. ed. *Method of Soil Analysis, Part 2. Chemical and Microbiological Properties*, American Society of Agronomy-Soil Science Society of America. Madison WI, USA pp. 891–900.

- Chaudhary, V. B., Cuenca, G., y Johnson, N. C. (2018). Tropical-temperate comparison of landscape-scale arbuscular mycorrhizal fungal species distributions. *Diversity and Distributions*, 24, 116–128. doi: 10.1111/ddi.12664.
- Colwell, R. K. (2013). EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 9.0.
- Coutinho, E. S., Fernandes, G. W., Berbara, R. L. L., Valério, H. M., y Goto, B. T. (2015). Variation of arbuscular mycorrhizal fungal communities along an altitudinal gradient in rupestrian grasslands in Brazil. *Mycorrhiza*, 25, 627–638. doi: 10.1007/s00572-015-0636-5.
- 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. doi: 10.1016/S0038-0717(97)00191-0.
- Cuenca, G., y Lovera, M. (2010). Seasonal variation and distribution at different soil depths of arbuscular mycorrhizal fungi spores in a tropical sclerophyllous shrubland. *Botany*, 88, 54-64. doi: 10.1139/B09-100.
- De Cáceres, M., y Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference R Package Version 1.7.1 <http://cran.rproject.org/web/packages/indicspecies/index.html>
- Dirzo, R., y García, M. C. (1992). Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology*, 6, 84–90.
- Dufrêne, M., y Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 345–366. doi: 10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2.

- Fernandes, R. A., Ferreira, D. A., Saggin-Junior, O. J., Stürmer, S. L., Paulino, H. B., Siqueira, J. O., y Carneiro, M. A. C. (2016). Occurrence and species richness of mycorrhizal fungi under different land use. *Canadian Journal of Soil Science*, 96, 271–280.
- Finlay, R. D. (2008). Ecological aspects of mycorrhizal symbiosis: with special emphasis on the functional diversity of interactions involving the extraradical mycelium. *Journal of Experimental Botany*, 59, 1115–1126. doi:10.1093/jxb/ern059.
- Furley, P. A. (1999). The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography*, 8, 223–241.
- Gee, G. W., y Bauder, J. W. (1986). Particle size analysis. In: Black C. A. ed. *Methods of Soil Analysis Part 1. Physical and Mineral Methods*. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America. Madison WI, USA. pp. 383–411.
- Griffiths, B. S., y Philippot, L. (2013). Insights into the resistance and resilience of the soil microbial community. *FEMS Microbiology Reviews*, 37, 112–129. doi: 10.1111/j.1574-6976.2012.00343.x.
- Guadarrama, P., y Álvarez-Sánchez, F. J. (1999). Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, Mexico. *Mycorrhiza*, 8, 267–270.
- Hartnett, D. C., Potgieter, A. F., y Wilson, G. W. (2004). Fire effects on mycorrhizal symbiosis and root system architecture in Southern African savanna grasses. *African Journal of Ecology*, 42, 328–337.
- Hodge, A., y Fitter, A. H. (2010). Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 13754–13759. doi: 10.1073/pnas.1005874107.

- INVAM, (2016). International Culture Collection of Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Fungi, <http://invam.caf.wvu.edu/>. Accessed 10 April 2016.
- Kardol, P., y Wardle, D. A. (2010). How understanding aboveground-belowground linkages can assist restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 670–679. doi: 10.1016/j.tree.2010.09.001.
- Kenzo, T., Furutani, R., Hattori, D., Tanaka, S., Sakurai, K., Ninomiya, I., y Kendawang, J. J. (2015). Aboveground and belowground biomass in logged-over tropical rain forests under different soil conditions in Borneo. *Journal of Forest Research*, 20, 197–205. doi: 10.1007/s10310-014-0465-y.
- Landis, F. C., Gargas, A., y Givnish, T. J. (2004). Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytologist*, 164, 493–504. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01202.x.
- Lekberg, Y., Vasar, M., Bullington, L. S., Sepp, S. K., Antunes, P. M., Bunn, R., ... Öpik, M. (2018). More bang for the buck? Can arbuscular mycorrhizal fungal communities be characterized adequately alongside other fungi using general fungal primers? *New Phytologist*, Feb 2018. doi: 10.1111/nph.15035.
- Lovelock, C. E., Andersen, K., y Morton, J. B. (2003). Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment. *Oecologia*, 135, 268–279. doi: 10.1007/s00442-002-1166-3.
- Lovera, M., y Cuenca, G. (1996). Arbuscular mycorrhizal infection in Cyperaceae and Gramineae from natural, disturbed and restored savannas in La Gran Sabana, Venezuela. *Mycorrhiza*, 6, 111–118.
- Marinho, F., da Silva, I. R., Oehl, F., y Maia, L. C. (2018). Checklist of arbuscular mycorrhizal fungi in tropical forests. *Sydowia*, 70, 107–127. doi: 10.12905/0380.sydowia70-2018-0107.

- McGonigle, T. P., Miller, M. H., Evans, D. G., Fairchild, G. L., y Swan, J. A. (1990). A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 115, 495–501. doi: 10.1111/j.1469-8137.1990.tb00476.x.
- Miranda, F., y Hernández, X. E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28, 29–178.
- Moreno, C. E., y Halfpeter, G. (2000). Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37, 149–158. doi: 10.1046/j.1365-2664.2000.00483.x.
- Mulvaney, R. L. (1996). Nitrogen-inorganic forms. In: Black C. A. ed. *Methods of Soil Analysis. Part 3. Chemical Methods*. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America. Madison, WI, USA. pp. 1123–1184.
- Muthukumar, T., Sha, L., Yang, X., Cao, M., Tang, J., y Zheng, Z. (2003). Distribution of roots and arbuscular mycorrhizal associations in tropical forest types of Xishuangbanna, southwest China. *Applied Soil Ecology*, 22, 241–253. doi: 10.1016/S0929-1393(02)00156-7.
- Nelson, D. W., y Sommers, L. E. (1982). Total carbon, organic carbon and organic matter. In: Black C. A. ed. *Methods of Soil Analysis Part 2. Chemical and Microbiological Properties*. American Society of Agronomy-Soil Science Society of America. Madison, WI, USA. pp. 961–1010.
- Oksanen, J. (2015). *Vegan: an introduction to ordination*. URR <http://cran.R-project.org/web/packages/vegan/vignettes/introvegan.pdf>.
- Picone, C. (2000). Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica*, 32, 734–750.

- R Development Core Team (2017). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Redecker, D., Hijri, I., y Wiemken, A. (2003). Molecular identification of arbuscular mycorrhizal fungi in roots: Perspectives and problems. *Folia Geobotanica*, 38, 113–124.
- Redecker, D., Schüßler, A., Stockinger, H., Stürmer, S. L., Morton, J. B., y Walker, C. (2013). An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza*, 23, 515–531. doi: 10.1007/s00572-013-0486-y.
- Reyes, C. R., y Zamora, S. C. (1977). Estudio de una sabana de montaña localizada en las estribaciones de la Sierra Madre del Sur. *Ciencia Forestal*, 2, 36–64.
- Röderstein, M., Hertel, D., y Leuschner, C. (2005). Above-and below-ground litter production in three tropical montane forests in southern Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 483–492. doi: 10.1017/S026646740500249X.
- Sánchez-Montalvo, G., Hernández-Rea, R. A., Leyva-López, J. C., y Mathus-Morales, M. A. (2008). Experiencias de investigación forestal en la Plantación de Pino "Ing. Jorge L. Tamayo". Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca, Oaxaca, Mexico.
- Sheldrake, M., Rosenstock, N. P., Revillini, D., Olsson, P. A., Mangan, S., Sayer, E. J., ... Tanner, E. V. J. (2017). Arbuscular mycorrhizal fungal community composition is altered by long-term litter removal but not litter addition in a lowland tropical forest. *New Phytologist*, 214, 455–467. doi: 10.1111/nph.14384.
- Siqueira, J. O., y Saggin-Júnior, O. J. (2001). Dependency on arbuscular mycorrhizal fungi and responsiveness of some Brazilian native woody species. *Mycorrhiza*, 11, 245–255. doi: 10.1007/s005720100129.

- Smith, S. E., y Smith, F. A. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology*, 62, 227–250. doi: 10.1146/annurev-arplant-042110-103846.
- Soka, G. E., y Ritchie, M. E. (2018). Arbuscular mycorrhizal spore composition and diversity associated with different land uses in a tropical savanna landscape, Tanzania. *Applied Soil Ecology*, 125, 222–232. doi: 10.1016/j.apsoil.2018.01.013.
- Tao, L., Jianping, L., y Zhiwei, Z. (2004). Arbuscular mycorrhizas in a valley-type savanna in Southwest China. *Mycorrhiza*, 14, 323–327. doi: 10.1007/s00572-003-0277-y.
- Tchabi, A., Coyne, D., Hountondji, F., Lawouin, L., Wiemken, A., y 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. doi: 10.1007/s00572-008-0171-8.
- Treseder, K. K. (2004). A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO<sub>2</sub> in field studies. *New Phytologist*, 164, 347–355. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01159.x.
- 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. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00470.x.
- Treseder, K. K., y Cross, A. (2006). Global distributions of arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecosystems*, 9, 305–316. doi: 10.1007/s10021-005-0110-x.
- van der Heijden, M. G., Martin, F. M., Selosse, M. A., y Sanders, I. R. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: The past, the present, and the future. *New Phytologist*, 205, 1406–1423. doi: 10.1111/nph.13288.

- van der Heyde, M., Ohsowski, B., Abbott, L. K., y Hart, M. (2017). Arbuscular mycorrhizal fungus responses to disturbance are context-dependent. *Mycorrhiza*, 27, 431–440. doi: 10.1007/s00572-016-0759-3.
- Veiga, R. S., Faccio, A., Genre, A., Pieterse, C. M., Bonfante, P., y van der Heijden, M. G. (2013). Arbuscular mycorrhizal fungi reduce growth and infect roots of the non-host plant *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell and Environment*, 36, 1926–1937. doi: 10.1111/pce.12102.
- Wagg, C., Bender, S. F., Widmer, F., y van der Heijden, M. G. (2014). Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 5266–5270. doi: 10.1073/pnas.1320054111.
- Zangaro, W., Ansanelo, A. P., Lescano, L. E. A. M., Alves, R. A., Rondina, A. B. L., y Nogueira, M. A. (2012). Infection intensity, spore density and inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi decrease during secondary succession in tropical Brazilian ecosystems. *Journal of Tropical Ecology*, 28, 453–462. doi: 10.1017/S0266467412000399.
- Zangaro, W., Rostiola, L., de Souza, P. B., Alves, R. A., Lescano, L. E. A. M., Rondina, A. B. L., ... Carrenho, R. (2013). Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in Southern Brazil. *Mycorrhiza*, 23, 221–233. doi: 10.1007/s00572-012-0464-9.
- Zeileis, A., Kleiber, C., y Jackman, S. (2008). Regression models for count data in R. *Journal of Statistical Software*, 27, 1–25.
- Zhang, L., Fan, J., Ding, X., He, X., Zhang, F., y Feng, G. (2014). Hyphosphere interactions between an arbuscular mycorrhizal fungus and a phosphate solubilizing bacterium promote phytate mineralization in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 74, 177–183. doi: 10.1016/j.soilbio.2014.03.004.

**Cuadro 1.** Ubicación de las parcelas de muestreo en los cuatro tipos de vegetación estudiados: bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPM) y plantación de pino sin manejo (PPN) en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México.

Parcela ID	Coordenadas	m. s. n. m.	Especies dominantes
BTP-1	17°24'25.04'' N, 95°26'08.27'' W	119	BTP 1-3: <i>Terminalia amazonia</i> y <i>Vochysia</i> sp.
BTP-2	17°24'23.17'' N, 95°26'11.49'' W	132	
BTP-3	17°24'13.47'' N, 95°26'09.93'' W	149	
BTP-4	17°23'46.58'' N, 95°28'14.23'' W	172	BTP 2-6: <i>T. amazonia</i> y <i>Dialium guianense</i>
BTP-5	17°23'44.52'' N, 95°28'12.25'' W	154	
BTP-6	17°23'42.36'' N, 95°28'07.45'' W	154	
BTP-7	17°25'21.71'' N, 95°26'28.79'' W	139	BTP 7 y 8: <i>Cecropia obtusifolia</i> y <i>T. amazonia</i>
BTP-8	17°25'30.68'' N, 95°26'46.90'' W	119	
SAB-1	17°25'45.41'' N, 95°25'41.98'' W	121	SAB 1-4: <i>Curatella americana</i> , <i>Byrsonima crassifolia</i> y <i>Paspalum</i> sp.
SAB-2	17°25'42.40'' N, 95°25'37.78'' W	121	
SAB-3	17°25'42.67'' N, 95°25'40.12'' W	124	
SAB-4	17°25'40.12'' N, 95°25'40.44'' W	129	
SAB-5	17°29'54.34'' N, 95°38'52.94'' W	145	SAB 5-8: <i>Bulbostylis</i> sp., <i>Cyperus</i> sp. y <i>Quercus</i> sp.
SAB-6	17°29'45.94'' N, 95°38'55.18'' W	151	
SAB-7	17°29'33.34'' N, 95°38'39.40'' W	158	
SAB-8	17°29'34.62'' N, 95°38'38.01'' W	160	
PPM-1	17°24'13.55'' N, 95°26'48.16'' W	142	PPM 1-4: <i>Pinus caribaea</i> var. <i>hondurensis</i> (monocultivo) con un sotobosque compuesto por <i>Bulbostylis</i> sp. y <i>Paspalum</i> sp.
PPM-2	17°24'13.01'' N, 95°26'43.78'' W	141	
PPM-3	17°24'15.55'' N, 95°26'39.98'' W	151	
PPM-4	17°24'12.17'' N, 95°26'40.78'' W	142	
PPM-5	17°24'09.76'' N, 95°26'36.82'' W	150	PPM 5-8: <i>P. caribaea</i> var. <i>hondurensis</i> (monocultivo) con un sotobosque compuesto por <i>Cyperus</i> sp. Y <i>Panicum</i> sp.
PPM-6	17°24'19.30'' N, 95°26'37.36'' W	155	
PPM-7	17°24'24.54'' N, 95°26'48.49'' W	148	
PPM-8	17°24'19.73'' N, 95°26'42.25'' W	147	
PPN-1	17°24'48.07'' N, 95°24'43.03'' W	147	PPN 1-8: <i>P. caribaea</i> var. <i>hondurensis</i> con una mezcla de especies de árboles de etapas sucesionales tempranas e intermedias; p.ej., <i>C. obtusifolia</i> , <i>Alibertia edulis</i> , <i>D. guianense</i> y <i>T. amazonia</i>
PPN-2	17°24'44.50'' N, 95°24'35.38'' W	150	
PPN-3	17°23'57.35'' N, 95°27'00.97'' W	157	
PPN-4	17°23'55.66'' N, 95°27'46.89'' W	147	
PPN-5	17°24'33.39'' N, 95°25'55.59'' W	131	
PPN-6	17°24'28.46'' N, 95°25'57.49'' W	132	
PPN-7	17°24'33.36'' N, 95°26'02.00'' W	121	
PPN-8	17°24'27.34'' N, 95°26'00.04'' W	128	

**Cuadro 2.** Propiedades del suelo de los cuatro tipos de vegetación: bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPM) y plantación de pino sin manejo (PPN) en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México. Se indican medios y error estándar. Las medias seguidas por la misma letra indican que no hay una diferencia significativa entre los tipos de vegetación según la prueba de Tukey ( $p < 0.05$ ).

Propiedades del suelo	BTP	SAB	PPM	PPN
pH (agua)	5.01 ± 0.07 a	5.97 ± 0.22 b	5.40 ± 0.03 a	5.37 ± 0.11 a
Conductividad eléctrica (dS m)	1.57 ± 12.21 b	0.74 ± 10.69 a	1.02 ± 8.44 a	1.15 ± 13.06 ab
Materia orgánica (%)	9.93 ± 0.69 c	3.96 ± 0.59 a	6.84 ± 0.63 b	5.46 ± 0.43 ab
Carbono orgánico (%)	5.76 ± 1.24 c	2.30 ± 1.28 a	3.96 ± 0.33 b	3.16 ± 0.52 ab
Nitrógeno inorgánico (mg/kg)	14.32 ± 1.76 c	8.05 ± 1.75 b	8.19 ± 1.89 b	7.35 ± 2.44 ab
Fosforo disponible (mg/kg)	14.41 ± 1.90 b	6.52 ± 2.78 a	4.73 ± 1.98 a	9.84 ± 2.84 ab
Capacidad de intercambio catiónico (cmol(+)/kg)	12.32 ± 2.95 b	9.37 ± 2.83 a	10.62 ± 0.55 ab	9.75 ± 1.82 a
Magnesio (cmol(+)/kg)	1.49 ± 0.24 a	1.21 ± 0.86 a	1.65 ± 0.58 a	1.92 ± 0.29 a
Calcio (cmol(+)/kg)	3.35 ± 0.40 a	2.76 ± 0.34 a	3.50 ± 0.37 a	3.92 ± 0.25 a
Textura				
Arcilla (%)	9.27 ± 0.16 a	7.71 ± 0.31 a	6.89 ± 0.12 a	7.89 ± 0.48 a
Limo (%)	17.14 ± 0.27 a	11.46 ± 0.25 a	15.92 ± 0.28 a	12.61 ± 0.25 a
Arena (%)	73.58 ± 0.34 a	80.82 ± 0.63 a	77.17 ± 0.56 a	79.48 ± 0.65 a

**Cuadro 3.** Especies de hongos micorrízicos arbusculares y el número de esporas (por especies) encontradas en las estaciones seca y lluviosa en cada tipo de vegetación: bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPM) y plantación de pino sin manejo (PPN); en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México.

Especies de hongos micorrízicos arbusculares	BTP	SAB	PPM	PPN
<b>Glomeraceae</b>				
<i>Funneliformis geosporum</i>	2974	1431	750	1804
<i>Glomus</i> aff. <i>spinuliferum</i>	117	111	7	19
<i>G.</i> aff. <i>versiforme</i>	1	3	1	0
<i>G. glomerulatum</i>	37	182	20	38
<i>G. macrocarpum</i>	95	27	27	44
<i>Glomus</i> sp. 1	0	17	0	1
<i>Glomus</i> sp. 2	6	1	0	0
<i>G. trufemii</i>	21	2	1	0
<i>Rhizophagus</i> aff. <i>clarus</i>	4	6	0	3
<i>R. fasciculatus</i>	157	36	164	224
<i>Sclerocystis taiwanensis</i>	0	1	0	0
<i>Septoglomus constrictum</i>	16	27	17	54
<b>Claroideoglomeraceae</b>				
<i>Claroideoglomus drummondii</i>	4	17	52	28
<b>Gigasporaceae</b>				
<i>Gigaspora decipiens</i>	23	33	0	0
<i>Racocetra</i> aff. <i>minuta</i>	2	2	2	2
<i>R. gregaria</i>	1	4	0	1
<i>R. pérsica</i>	1	2	0	1
<i>Scutellospora dipurpurescens</i>	1	19	4	5
<i>S. pellucida</i>	85	67	7	28
<b>Acaulosporaceae</b>				
<i>Acaulospora</i> aff. <i>rehmii</i>	3	3	2	7
<i>A. foveata</i>	18	16	16	24
<i>A. laevis</i>	11	12	1	12
<i>A. mellea</i>	58	76	14	77
<i>A. morrowiae</i>	7	10	2	18
<i>A. scrobiculata</i>	8	26	0	5
<i>A. spinosa</i>	12	19	1	19
<b>Diversisporaceae</b>				
<i>Diversispora spurca</i>	10	9	30	17
<b>Ambisporaceae</b>				
<i>Ambispora appendicula</i>	11	22	7	8
<b>Archaeosporaceae</b>				
<i>Archaeospora schenckii</i>	31	26	141	40

**Cuadro 4.** Análisis de especies indicadoras de hongos micorrízicos arbusculares. Componentes A y B, valor indicador (IndVal) y significancia (valor P) en el bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPM) y plantación de pino sin manejo (PPN) y sus posibles combinaciones en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México. A es la probabilidad de que una determinada especie o grupo de especies pertenezca al sitio objetivo en relación con la de todos los sitios combinados. B es la probabilidad de encontrar una determinada especie o grupo de especies en parcelas dentro del mismo sitio objetivo.

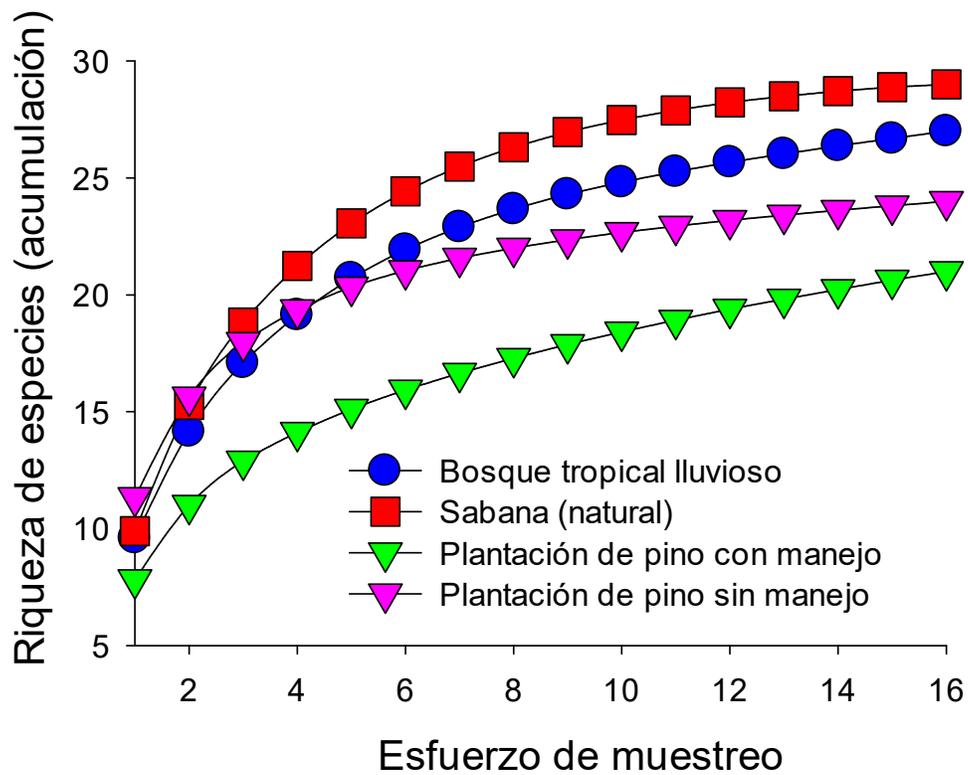
Especies	A	B	IndVal	P-valor
<b>BTP</b>				
<i>Glomus trufemii</i>	0.88	0.31	0.52	< 0.01
<i>Glomus</i> sp. 2	0.86	0.19	0.40	< 0.05
<b>BTP + SAB</b>				
<i>Glomus</i> aff. <i>spinuliferum</i>	0.89	0.55	0.70	< 0.01
<i>Gigaspora decipiens</i>	1.00	0.24	0.49	< 0.05
<b>PPM + PPN</b>				
<i>Clariodeoglomus drummondii</i>	0.80	0.62	0.71	< 0.01

**Cuadro 5.** Índice de similitud de Morisita-Horn y número de especies compartidas de hongos micorrízicos arbusculares (entre paréntesis), en los cuatro tipos de vegetación: bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPP) y plantación de pino sin manejo (PPN ) en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México.

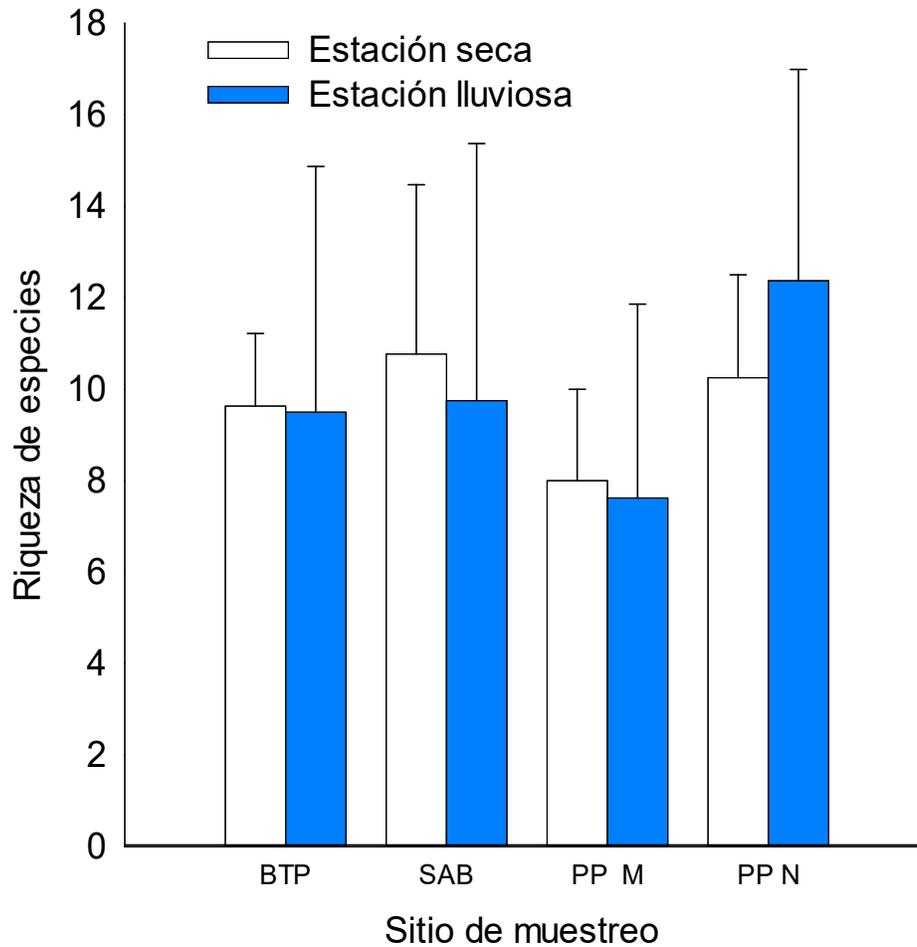
Tipo de vegetación	Índice de similitud de Morisita-Horn		
	SAB	PPM	PPN
BTP	0.78 (27)	0.48 (21)	0.89 (23)
SAB		0.80 (21)	0.96 (24)
PPM			0.71 (19)

**Cuadro 6.** Relación de las características del suelo y los tipos de vegetación con la densidad de esporas ( $D^2 = 0.6826$ ) y la riqueza de especies ( $D^2 = 0.3421$ ) de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) utilizando un modelo lineal generalizado (GLM) con el error de “Poisson” y la función “log link”. Abreviaturas:  $D^2 =$  Devianza.

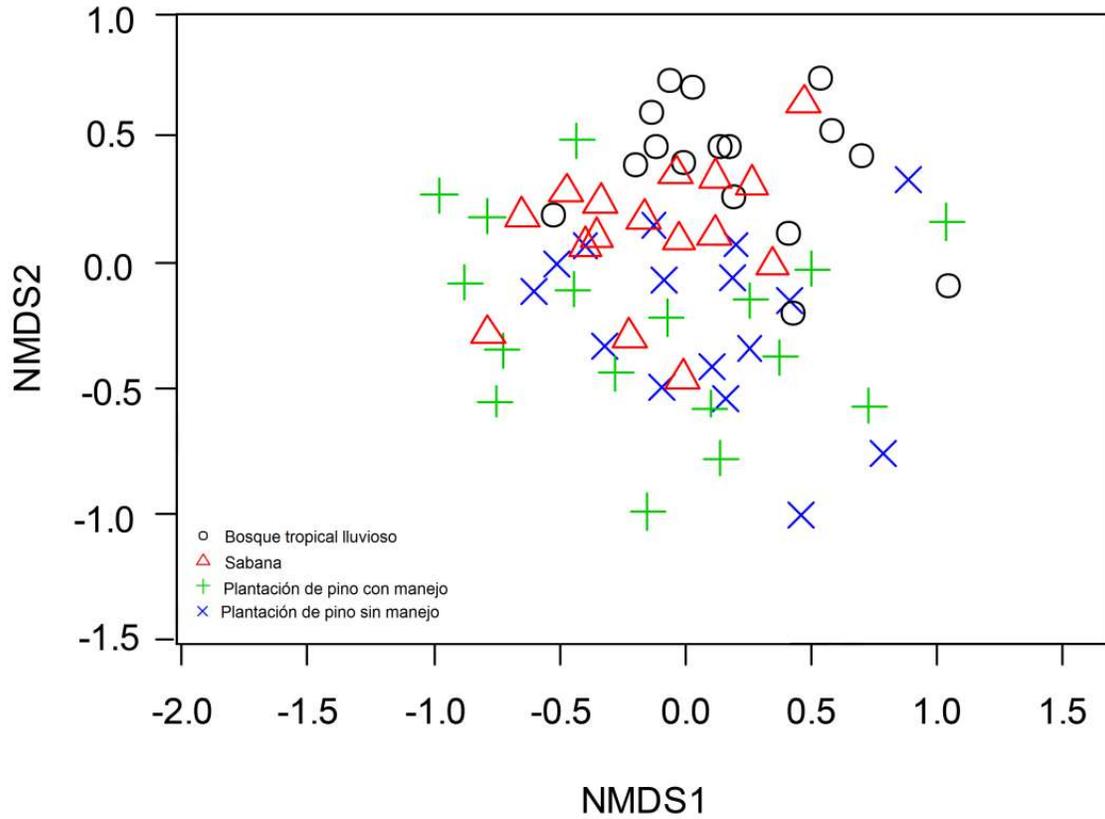
	Estimado	Error estándar	Z-valor	P
Densidad de esporas				
Intercepto	4.63	0.35	13.27	< 0.001
Carbono orgánico	0.08	0.01	5.47	< 0.001
Capacidad de intercambio catiónico	-0.08	0.01	-7.40	< 0.001
Calcio	-0.11	0.02	-6.67	< 0.001
Arcilla	0.07	0.01	12.94	< 0.001
Conductividad eléctrica	-0.01	0.01	-3.72	< 0.001
Nitrógeno inorgánico	-0.03	0.01	-2.33	< 0.01
Fosforo disponible	-0.01	0.01	-2.63	< 0.01
pH	0.10	0.04	2.32	< 0.05
Arena	0.01	0.01	4.09	< 0.001
Riqueza de especies				
Intercepto	4.97	0.6	8.29	< 0.001
Capacidad de intercambio catiónico	-0.06	0.03	-2.16	< 0.05
Nitrógeno inorgánico	-0.04	0.02	-2.13	< 0.05
Fosforo disponible	0.02	0.01	3.38	< 0.001
Arena	-0.02	0.01	-2.55	< 0.05



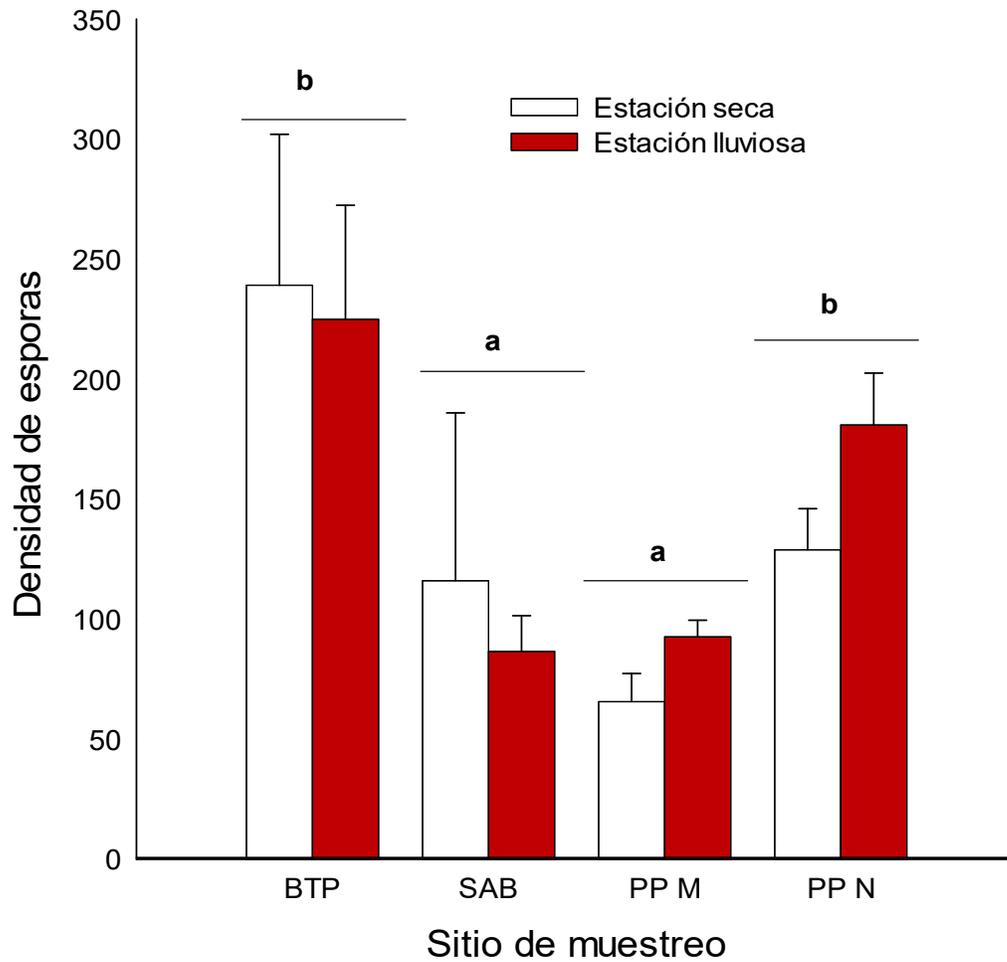
**Figura 3.** Curvas de acumulación de especies de hongos micorrízicos arbusculares utilizando el método basado en muestras de rarefacción, en el bosque tropical, la sabana, plantación de pinos con manejo y plantación de pinos sin manejo, en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México.



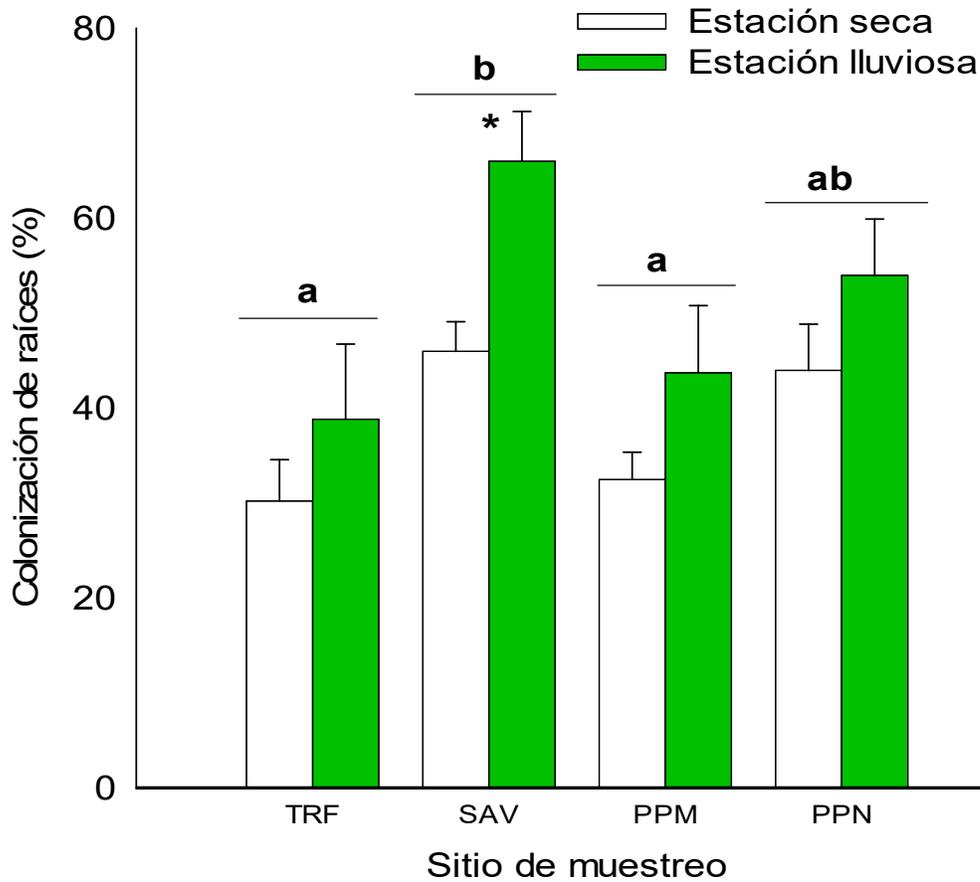
**Figura 4.** Riqueza de especies de hongos micorrízicos arbusculares; del bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPM) y plantación de pino sin manejo (PPN) en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México. Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación (Tukey,  $p < 0.05$ ). Las barras representan la desviación estándar.



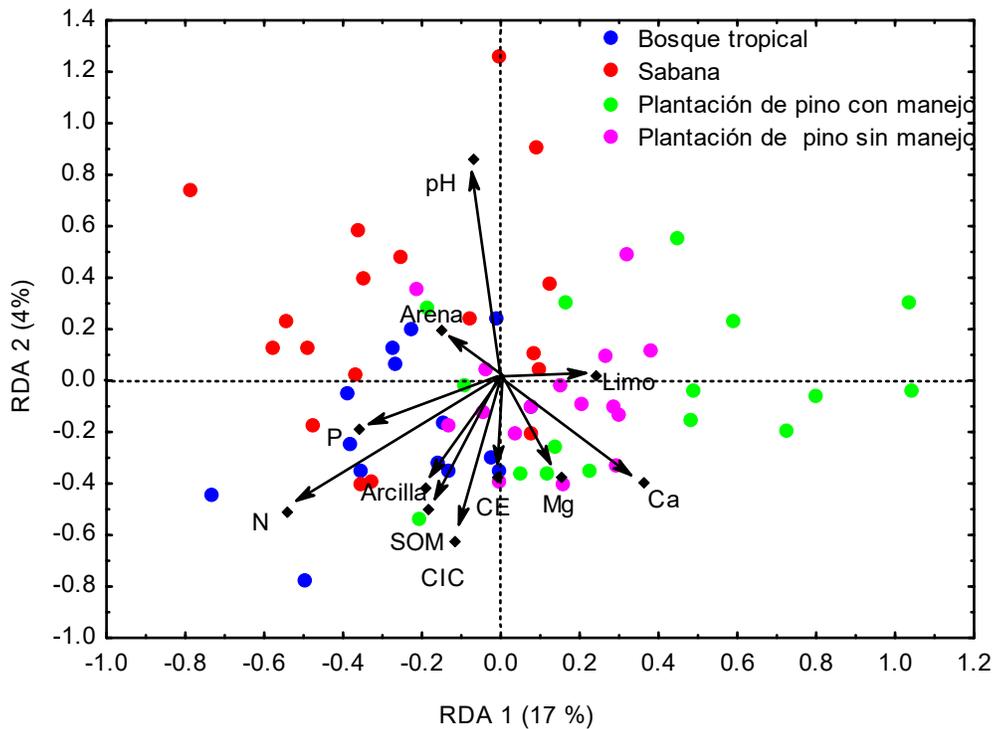
**Figura 5.** Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) que muestra la disimilitud en la composición de la comunidad de las especies de hongos micorrízicos arbusculares entre el bosque tropical, sabana, plantación de pino con manejo y plantación de pino sin manejo (Stress = 0.22), en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México.



**Figura 6.** Densidad de esporas de hongos micorrízicos arbusculares; de bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPM) y plantación de pino sin manejo (PPN) en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México. Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación (Tukey,  $p < 0.05$ ). Las barras representan la desviación estándar.



**Figura 7.** Colonización de raíces (%) de hongos micorrízicos arbusculares; de bosque tropical (BTP), sabana (SAB), plantación de pino con manejo (PPM) y plantación de pino sin manejo (PPN) en la reserva ecológica “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México. Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación (Tukey,  $p < 0.05$ ). Las barras representan la desviación estándar. En la colonización de la raíz, el asterisco sobre las barras de la sabana indica diferencias significativas entre la estación seca y la lluviosa (prueba t,  $p < 0.05$ ).



**Figura 8.** Análisis de redundancia (RDA) que muestra la relación entre las propiedades del suelo (diamantes negros) y la distribución de las especies de hongos micorrízicos arbusculares en el bosque tropical, sabana, plantación de pinos con manejo y plantación de pinos sin manejo, en la reserva ecológico “Jorge L. Tamayo”, en el Bajo Mixe, Oaxaca, México. Las flechas indican la dirección y magnitud de las variables. Abreviaturas: MO= materia orgánica del suelo; P = fósforo disponible; N = nitrógeno inorgánico; Mg = magnesio; Ca = calcio; CE = conductividad eléctrica; CIC = capacidad de intercambio catiónico.

## CAPITULO IV

### **Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares asociados con potreros de *Brachiaria brizantha* en tierras bajas de Oaxaca, México**

Jonás Álvarez-Lopezello, Laura Verónica Hernández-Cuevas, Rafael F. del Castillo, Celerino Robles

Publicado en: Grassland Science

**Citar como:** Álvarez-Lopezello, J., Hernández-Cuevas, L.V., del Castillo, R. and Robles, C. (2019). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Brachiaria brizantha* pastures in lowlands of Oaxaca, Mexico. *Grassland Science*, 65,197–201.

**Diversidad de hongos micorrízicos arbusculares asociados con potreros de *Brachiaria brizantha* en tierras bajas de Oaxaca, México**

Jonás Álvarez-Lopezello<sup>1</sup>, Laura V. Hernandez-Cuevas<sup>2</sup>, Rafael F. del Castillo<sup>1</sup> y Celerino Robles<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR-Oaxaca, Oaxaca, México

<sup>2</sup>Universidad Autónoma de Tlaxcala, CIGyA, Tlaxcala, México

Autor para correspondencia: jalvarez11101@alumno.ipn.mx

**Resumen**

*Brachiaria brizantha* es una de las gramíneas más cultivadas para forraje en América tropical; sin embargo, nuestro conocimiento acerca de la diversidad de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) relacionados con esta especie sigue siendo limitado. Se caracterizó la diversidad de HMA asociada con potreros de *B. brizantha* en las tierras bajas de Oaxaca (México) y se examinó la influencia de las propiedades del suelo sobre la diversidad de especies de HMA. Se encontraron 23 taxones con predominio de especies de Glomeraceae y Acaulosporaceae. El suelo es franco arenoso; La acidez es alta y muestra bajos valores de conductividad eléctrica, magnesio, nitrógeno inorgánico y fósforo disponible, y altos niveles de materia orgánica. Bajos niveles de conductividad eléctrica (0.95 dS/m) y bajas concentraciones de magnesio (1.34 cmol/kg) parecen estar asociados con una baja densidad de esporas de HMA. Los resultados sugieren que los potreros de *B. brizantha* en las tierras bajas de Oaxaca (México) pueden albergar una gran riqueza de especies de HMA, similar a otras pastizales naturales.

**Palabras clave:** Pastizales, Golfo de México, ecología del suelo.

## Introducción

Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) son un componente crucial de los cultivos de gramíneas tropicales debido a su papel activo en la captación de agua y la absorción de nutrientes para las plantas, especialmente fósforo y nitrógeno los cuales son considerados a menudo como los nutrientes más limitantes para las plantas en los suelos de las zonas tropicales (ver Hodge y Fitter, 2010). Como resultado, los HMA mejora la supervivencia, crecimiento, resistencia a patógenos y factores abióticos en cultivos (Baum, El-Tohamy, y Gruda, 2015; Smith y Smith, 2011).

La diversidad HMA ha sido asociada con la composición de especies de plantas en los ecosistemas (Cuenca, de Andrade, y Escalante, 1998; Oehl *et al.*, 2010; Vandenkoornhuysen *et al.*, 2002). En tierras de cultivo, dicha variación se ha relacionado con la fertilidad y las prácticas manejo del suelo (Oehl *et al.*, 2010). Por ejemplo, las altas adiciones de fósforo y nitrógeno pueden reducir la diversidad de HMA (Camenzind *et al.*, 2014; Egerton-Warburton y Allen, 2000). Por otro lado, la acidez (pH) y los altos niveles de materia orgánica en el suelo parecen aumentar la actividad y la diversidad de los HMA (por ejemplo, Carballar-Hernández *et al.*, 2017; Paterson, Sim, Davidson, y Daniell, 2016; Rillig y Mummey, 2006).

*Brachiaria brizantha* es un pasto nativa de África, y es un cultivo muy valioso como forraje en zonas tropicales (Hernández-Garay, Martínez-Hernández, Mena-Urbina, Pérez-Pérez, y Enríquez-Quiroz, 2002; Mena-Urbina *et al.*, 2007). Esta gramínea se cultiva principalmente como forraje para el ganado, ya que está bien adaptada a las condiciones tropicales y es ampliamente cultivada en América tropical (Mena-Urbina *et al.* 2007; de Oliveira, de Oliveira, Alves, Urquiaga, y Boddey, 2004) especialmente en las tierras bajas del Golfo de México, a través de una amplia gama de condiciones ambientales que incluyen condiciones de lluvia alta y baja, y suelos de baja fertilidad (Hungria, Nogueira, y Araujo, 2016; de Oliveira *et al.*, 2004).

A pesar de la importancia de los potreros de *B. brizantha* para el forrajeo del ganado, nuestro conocimiento acerca de la diversidad de especies de HMA asociadas con esta especie es limitado. Este tipo de estudios son esenciales ya que algunas investigaciones sugieren que la presencia de HMA puede aumentar el rendimiento de las especies de plantas (Cavagnaro, Oyarzabal, Oesterheld, y Grimoldi, 2014), el mantenimiento del suelo y un entorno equilibrado (Baum *et al.*, 2015; Paterson *et al.*, 2016; Pollastri *et al.*, 2018). El objetivo del estudio fue contribuir al conocimiento de la riqueza de especies de HMA en los potreros de *B. brizantha* en las tierras bajas de Oaxaca (Golfo de México), México y explorar su relación con las propiedades del suelo.

### **Materiales y métodos**

El estudio se realizó en ocho potreros de *B. brizantha*, en las tierras bajas de Oaxaca (México) (17° 26' – 17° 29' N y 95° 27' – 95° 37' W). La elevación varía entre 100-300 m. El clima es cálido y húmedo, con una temperatura media anual de 25 °C y 2300 mm de precipitación media anual. En cada potrero (separados por una distancia mínima de 300–800 m), se recolectaron al azar 20 núcleos de suelo a nivel rizosférico (20 cm de profundidad), los cuales se homogeneizaron en una sola muestra. Las muestras de suelo se recolectaron en Febrero de 2016.

Las muestras de suelo (de los ocho potreros) fueron secadas al aire en un invernadero Durante 72 horas, y tamizadas con una malla de 2 mm. Se midió la textura del suelo (Bouyoucos), el pH (1:2, agua) y la conductividad eléctrica (CE) con un potenciómetro digital (Hanna® HI98129, Hanna Instruments, Ann Arbor, MI, EE. UU.), el carbono orgánico del suelo y materia orgánica (MO, Método de Walkley-Black), fósforo disponible (método de Bray y Kurtz), nitrógeno inorgánico (método de micro-Kjeldahl), capacidad de intercambio catiónico (CIC, método NH<sub>4</sub>OAc) y cationes intercambiables (Ca y Mg) (SEMARNAT 2002). Para corroborar la identidad

taxonómica de las esporas de HMA y la recuperación de especies no encontradas durante el muestreo de campo, se mantuvieron macetas de propagación sembradas con sorgo, con una mezcla de suelos de campo (50 %) y arena en un invernadero durante 11 meses. Las esporas de las macetas de propagación se utilizaron para complementar la riqueza de especies, pero no los datos de densidades.

Se utilizaron 50 g de suelo de cada sitio para extraer esporas y esporocarpos mediante el método de tamizado y decantación en húmedo (mallas de 250, 177 y 40  $\mu\text{m}$ ), seguido de centrifugación en soluciones de sacarosa (20 % y 60 % y centrifugado a 2500 rpm). Las esporas y los esporocarpos en excelentes condiciones (no degenerados) se montaron en portaobjetos de vidrio con ácido polivinílico, ácido láctico-glicerol y reactivo de Melzer (Brundrett, Melville y Peterson, 1994). La determinación de las especies se realizó considerando descripciones especializadas de los diferentes géneros e información de la “International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi” (INVAM 2016; West Virginia, EE.UU.; <http://invam.wvu.edu/>) y los enlaces disponibles a través de la página web de Schüßler ([http://www.amf-phylogeny.com /](http://www.amf-phylogeny.com/)). El sistema de clasificación siguió a Redecker *et al.* (2013).

Se exploró la relación de las propiedades del suelo en la riqueza de especies de HMA y la densidad de esporas utilizando modelos lineales generalizados (GLM) con el error de Poisson y la función log link. Las variables no significativas se eliminaron del modelo mediante un procedimiento de eliminación de pasos hacia atrás (Zeileis, Kleiber y Jackman, 2008).

## **Resultados y discusión**

Los suelos de los potreros de *B. brizantha* muestran propiedades consistentes. El nivel de fertilidad es bajo, mientras que la acidez es alta. La clasificación textural es franco arenosa. Los suelos

muestran una conductividad eléctrica baja a intermedia, y bajos niveles de fósforo disponible, nitrógeno inorgánico, magnesio intercambiable y capacidad de intercambio catiónico y calcio, en contraste con altos niveles de materia orgánica y carbono orgánico (Cuadro 7). Propiedades similares del suelo se han reportado en otros potreros de *B. brizantha* con climas comparables, como los de do Valle Pereira *et al.* (2016) y Hungría *et al.* (2016). La alta cantidad de carbono orgánico detectada en el suelo podría deberse al papel esencial que juega el ganado en la incorporación de materia orgánica (reciclaje de nutrientes) a través del estiércol.

Un total de 23 taxones de HMA incluidos en siete familias y 10 géneros se determinaron en los potreros estudiados. *Acaulospora* y *Glomus* fueron los géneros más abundantes con ocho y seis especies respectivamente (Cuadro 8). El número de taxones registrados en este estudio así como la dominancia de especies de *Acaulospora* y *Glomus* es similar a los reportados en estudios previos basados en caracteres morfológicos (Bever *et al.* 1996; Picone 2000) o con técnicas moleculares (Vandenkoorhuyse *et al.* 2002) en pastizales. La riqueza de especies observada podría atribuirse a la alta afinidad de los HMA a las especies de gramíneas (Gollotte *et al.* 2004; Suharno *et al.* 2017). Otra posible explicación de la riqueza de especies es que los potreros de *B. brizantha* albergan una notable diversidad de especies herbáceas, así como la presencia de árboles y arbustos como cercas vivas (Guevara y Laborde 2012), los cuales podrían albergar y favorecer una alta diversidad de especie de HMA. Por otro lado, de las 23 especies de HMA registradas en los pastizales, la mayoría de ellas ocurrieron en todos los sitios; sin embargo, las especies de Gigasporaceae sólo estaban presentes en un potrero con una baja abundancia, lo cual podría estar relacionado con la preferencia por alguna especie de planta en particular, así como con la biología de los HMA y las condiciones del suelo.

Se utilizaron caracteres morfológicos para la determinación las especies de HMA por la siguiente razón: (1) en la descripción original de muchas especies no hay datos moleculares

disponibles para la comparación; y (2) el análisis molecular tiene problemas de baja detección y diferenciación de especies cuando hay un pequeño número de esporas. Cuando el número de esporas es bajo (como en este caso), la identificación morfológica es más sensible en comparación con los análisis moleculares (Wetzel *et al.* 2014); sin embargo, la determinación morfológica también presenta muchas limitaciones debido a que no todas las especies de HMA esporulan al mismo tiempo. Las macetas de propagación se utilizaron para resolver esta limitación, pero solo siete de las mismas especies encontradas en muestras de campo fueron propagadas (Cuadro 8).

La comunidad HMA de los potreros estudiados está dominada por *Funneliformis geosporum*, que también es una especie dominante en los suelos tropicales de México (Montaño *et al.*, 2012). La alta tolerancia de especies del género *Glomus* y *Acaulospora* a una amplia gama de condiciones ambientales (p. ej., precipitación entre 1500 y 3800 mm, temperatura > 20 °C, suelos ácidos y deficientes en fósforo y nitrógeno) podrían explicar la gran abundancia observada de estos géneros en los potreros estudiados (ver también, Cuenca *et al.*, 1998 y Picone, 2000, para otros estudios en ecosistemas de pastizales que muestran resultados similares).

Los datos proporcionan evidencia de que las propiedades del suelo están asociadas con densidad de esporas de HMA. Más específicamente, encontramos que la densidad de esporas significativamente aumentado con creciente niveles de carbono orgánico, arcilla y capacidad de intercambio catiónico y bajas concentraciones de nitrógeno inorgánico (Cuadro 9). Estos resultados son consistentes con aquellos encontrados por Oehl *et al.* (2010). Por otra parte, un decremento en la conductividad eléctrica (salinidad del suelo) y las concentraciones de magnesio parecen estar asociados con una baja densidad de esporas de HMA.

Las concentraciones de magnesio y la conductividad eléctrica parecen ser un factor clave que afecta la densidad de las esporas. Estudios previos han reportado que la salinidad inhibe la

germinación de esporas de la HMA (Juniper y Abbott 2006) y, por lo tanto, podría tener un impacto directo en la diversidad de los HMA y la densidad de esporas. Sin embargo, hay poca información disponible sobre los efectos de la salinidad sobre la diversidad de HMA y la densidad de esporas. La mayoría de los estudios sobre este tema se han realizado para evaluar el impacto del crecimiento de las plantas en suelos salinos con la inoculación de HMA (Elhindi *et al.* 2017; Pollastri *et al.* 2018). Nuestro estudio muestra evidencia de una fuerte y negativa relación entre las concentraciones de magnesio y la conductividad eléctrica, con la densidad de esporas de HMA.

La riqueza de especies no parece estar influenciada por las propiedades del suelo en este estudio. Sin embargo, estudios anteriores han demostrado que las propiedades del suelo afectan la diversidad y la estructura de la comunidad de las especies de HMA (Oehl *et al.* 2010; Camendiz *et al.* 2014). Estos resultados contrastantes sugieren que la relación entre las propiedades del suelo y la riqueza de especies de HMA no se puede generalizar.

En conclusión, presentamos evidencia de que los potreros de *B. brizantha* son reservorios importantes de la diversidad de especies de HMA dada su alta riqueza de especies y densidad de esporas de HMA. La densidad de esporas de HMA, pero no la riqueza de especies de HMA, tiende a disminuir con el magnesio y la salinidad total, y parece aumentar con niveles bajos de nitrógeno inorgánico.

### **Agradecimientos**

Esta investigación fue apoyada por el Instituto Politécnico Nacional (SIP-20161449). También se agradece a los revisores por sus sugerencias en una versión anterior del manuscrito. JAL agradece al CONACYT por la beca (266682).

## Referencias

- Baum C, El-Tohamy W, Gruda N (2015) Increasing the productivity and product quality of vegetable crops using arbuscular mycorrhizal fungi: a review. *Sci Hort* 187: 131–141.
- Bever JD, Morton JB, Antonovics J, Schultz PA (1996) Host-dependent sporulation and species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a mown grassland. *J Ecol* 84: 71–82.
- Brundrett M, Bougher N, Dell B, Grove T, Malajczuk N (1996) Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research.
- Camenzind T, Hempel S, Homeier J *et al.* (2014) Nitrogen and phosphorus additions impact arbuscular mycorrhizal abundance and molecular diversity in a tropical montane forest. *Global Change Biol* 20: 3646–3659.
- Cavagnaro RA, Oyarzabal M, Oesterheld M, Grimoldi AA (2014) Screening of biomass production of cultivated forage grasses in response to mycorrhizal symbiosis under nutritional deficit conditions. *Grassl Sci* 60: 178–184.
- Cuenca G, de Andrade Z, Escalante G (1998) Diversity of glomalean spores from natural, disturbed and revegetated communities growing on nutrient-poor tropical soils. *Soil Biol Biochem* 30: 711–719.
- de Oliveira OC, de Oliveira IP, Alves BJR, Urquiaga S, Boddey RM (2004) Chemical and biological indicators of decline/degradation of *Brachiaria* pastures in the Brazilian Cerrado. *Agric Ecosyst Environ* 103: 289–300.
- do Valle Pereira G, de Oliveira Pereira DC, Pinto DFP, Demattê Filho LC, Homma SK, da Costa Botelho R (2016) Organic fertilizer: effect on yield and qualitative traits of *Brachiaria brizantha* cv. marandu after the third harvest. *Braz J Sust Agr* 6: 40–44.

- Egerton-Warburton LM, Allen EB (2000) Shifts in arbuscular mycorrhizal communities along an anthropogenic nitrogen deposition gradient. *Ecol Appl* 10: 484–496.
- Elhindi KM, El-Din AS, Elgorban AM (2017) The impact of arbuscular mycorrhizal fungi in mitigating salt-induced adverse effects in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Saudi J Biol Sci* 24: 170–179.
- Gollotte A, van Tuinen D, Atkinson D (2004) Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi colonising roots of the grass species *Agrostis capillaris* and *Lolium perenne* in a field experiment. *Mycorrhiza* 14: 111–117.
- Grzybowska B (2004) Arbuscular mycorrhiza of herbs colonizing a salt affected area near Krakow. *Acta Soc Bot Pol* 73: 247–253.
- Hernández-Garay A, Martínez-Hernández PA, Mena-Urbina M, Pérez-Pérez J, Enríquez-Quiroz JF (2002) Dinámica del rebrote en pasto insurgente (*Brachiaria brizantha* Hochst. Stapf.) pastoreado a diferente asignación en la estación de lluvias. *Téc Pecu Mex* 40: 193–205.
- Hodge A, Fitter AH (2010) Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *P Natl Acad Sci* 107: 13754–13759.
- Hungria M, Nogueira MA, Araujo RS (2016) Inoculation of *Brachiaria* spp. with the plant growth-promoting bacterium *Azospirillum brasilense*: an environment-friendly component in the reclamation of degraded pastures in the tropics. *Agric Ecosyst Environ* 221, 125–131.
- Juniper S, Abbott LK (2006) Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycorrhiza* 16: 371–379.
- Kannq T, Saito M, Ando Y, Macedo ACM, Nakamura T, Miranda CHB (2006) Importance of indigenous arbuscular mycorrhiza for growth and phosphorus uptake in tropical forage grasses growing on an acid, infertile soil from the Brazilian savannas. *Trop Grasslands* 40: 94–101.

- Landwehr M, Hildebrandt U, Wilde P *et al.* (2002) The arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus geosporum* in European saline, sodic and gypsum soils. *Mycorrhiza* 12: 199–211.
- Lopes MJS, Dias-Filho MB, Castro THR, Silva GB (2017) Light and plant growth-promoting rhizobacteria effects on *Brachiaria brizantha* growth and phenotypic plasticity to shade. *Grass Forage Sci* 00: 1–7.
- Martins LE, Monteiro FA, Pedreira BC (2015) Photosynthesis and leaf area of *Brachiaria brizantha* in response to phosphorus and zinc nutrition. *J Plant Nutr* 38: 754–767.
- Mena-Urbina MA, Hernández-Garay A, Enríquez-Quiroz JF *et al.* (2007) Efecto de asignaciones de forraje, en pastoreo, sobre pasto insurgente y producción de vaquillas en el trópico húmedo. *Agrociencia* 41: 1–12.
- Oehl F, Laczko E, Bogenrieder A *et al.* (2010) Soil type and land use intensity determine the composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Soil Biol Biochem* 42: 724–738.
- Paterson E, Sim A, Davidson J, Daniell TJ (2016) Arbuscular mycorrhizal hyphae promote priming of native soil organic matter mineralisation. *Plant Soil* 408: 243–254.
- Picone C (2000) Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32: 734–750.
- Pollastri S, Savvides A, Pesando M *et al.* (2018) Impact of two arbuscular mycorrhizal fungi on *Arundo donax* L. response to salt stress. *Planta* 247: 573–585.
- Redecker D, Schüßler A, Stockinger H, Stürmer S, Morton JB, Walker C (2013) An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza* 23: 515–531.
- Rillig MC, Mummey D L (2006) Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol* 171: 41–53.

- SEMARNAT (2002) Norma Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000 que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos. Estudios, muestreo y análisis. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. DF. (In Spanish.)
- Smith FA, Smith SE (2011) What is the significance of the arbuscular mycorrhizal colonization of many economically important crop plants? *Plant Soil* 348: 63–79.
- Suharno S, Soetarto ES, Sancayaningsih RP, Kasiamdari RS (2017) Association of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) with *Brachiaria precumbens* (Poaceae) in tailing and its potential to increase the growth of maize (*Zea mays*). *Biodiversitas* 18: 433–441.
- Vandenkoornhuyse P, Husband R, Daniell TJ *et al.* (2002) Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem. *Mol Ecol* 11: 1555–1564.
- Zeileis A, Kleiber C, Jackman S (2008) Regression models for count data in R. *J Stat Softw* 27: 1–25.

**Cuadro 7.** Propiedades del suelo de potreros de *Brachiaria brizantha* en la planicie costera del Golfo de México. Los datos representan la media  $\pm$  1 error estándar. Abreviaciones: MO= materia orgánica, CE= conductividad eléctrica, CIC= capacidad de intercambio catiónico.

Propiedades de los suelos	Media $\pm$ Error estándar
pH (agua)	5.82 $\pm$ 0.09
MO (%)	4.48 $\pm$ 0.79
Carbono Orgánico (%)	2.60 $\pm$ 0.45
Nitrógeno (mg Kg <sup>-1</sup> )	5.33 $\pm$ 0.22
Fosforo (mg Kg <sup>-1</sup> )	17.26 $\pm$ 1.46
CE (dS m <sup>-1</sup> )	0.95 $\pm$ 11.85
CIC (Cmol(+) Kg <sup>-1</sup> )	9.60 $\pm$ 0.37
Magnesio (Cmol(+) Kg <sup>-1</sup> )	1.34 $\pm$ 0.23
Calcio (Cmol(+) Kg <sup>-1</sup> )	2.86 $\pm$ 0.26
Arcilla (%)	8.33 $\pm$ 1.66
Limo (%)	13.32 $\pm$ 1.49
Arena (%)	78.34 $\pm$ 2.42

**Cuadro 8.** Especies de hongos micorrízicos arbusculares registrados en la rizosfera de *Brachiaria brizantha* en la planicie costera del Golfo de México. Abreviaciones: P= encontradas en las macetas de propagación.

Especies de hongos micorrízicos arbusculares	Potrero							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<b>Glomeraceae</b>								
<sup>P</sup> <i>Funneliformis geosporus</i>	258	205	237	123	158	143	54	45
<i>Glomus glomerulatum</i>	8	8	2		8	5	16	4
<i>Glomus macrocarpum</i>	3	1		3	3	2	8	2
<i>Glomus</i> aff. <i>spinuliferum</i>		13	21	23	5	25	14	1
<i>Glomus</i> aff. <i>versiforme</i>	1	2	1		1			
<i>Rhizophagus fasciculatus</i>	3	3	2	1	12	4	6	4
<i>Rhizophagus</i> aff. <i>clarus</i>						1		
<sup>P</sup> <i>Septoglomus constrictum</i>	16	17	5	30	8	6	12	5
<b>Claroideoglomeraceae</b>								
<sup>P</sup> <i>Claroideoglomus drummondii</i>		4	6	15	4	1	7	3
<b>Gigasporaceae</b>								
<i>Gigaspora decipiens</i>			1					
<i>Racocetra gregaria</i>						1		
<i>Racocetra</i> aff. <i>minuta</i>	1							
<i>Scutellospora dipurpurescens</i>			1		2	1	1	
<i>Scutellospora pellucida</i>			8	1	1		2	1
<b>Acaulosporaceae</b>								
<i>Acaulospora foveata</i>				1				
<i>Acaulospora laevis</i>						1		
<sup>P</sup> <i>Acaulospora mellea</i>	8	23	21	62	21	39	65	23
<sup>P</sup> <i>Acaulospora scrobiculata</i>						1		1
<sup>P</sup> <i>Acaulospora spinosa</i>	3				1	2	4	1
<i>Acaulospora</i> aff. <i>rehmii</i>			1					
<b>Diversisporaceae</b>								
<sup>P</sup> <i>Diversispora spurca</i>	2	3	1		3	2	1	2
<b>Ambisporaceae</b>								
<i>Ambispora appendicula</i>	1				2	6	9	2
<b>Archaeosporaceae</b>								
<i>Archaeospora schenckii</i>	10	7	3		1	3		3

**Cuadro 9.** Relación de los parámetros del suelo con la densidad de esporas ( $D^2 = 0.7360$ ) de hongos micorrízicos arbusculares asociados con los potreros de *Brachiaria brizantha* en la llanura costera del Golfo de México. Abreviaciones:  $D^2 =$  Devianza.

	Estimado	Error estándar	Z-valor	P
Densidad de esporas				
Intercepto	-3.98	0.91	-4.38	< 0.001
Carbono orgánico	0.19	0.03	5.94	< 0.001
Capacidad de intercambio catiónico	0.54	0.05	10.63	< 0.001
Conductividad eléctrica	-0.02	0.01	-9.07	< 0.001
Arcilla	0.1	0.01	9.76	< 0.001
Magnesio	-0.33	0.05	-5.64	< 0.001
Nitrógeno	1.01	0.1	9.12	< 0.001

## CAPITULO V

### **Segundo registro mundial de *Glomus trufemii* (Glomeromycota, Fungi), un hongo micorrízico arbuscular de una sabana Mexicana**

Jonás Álvarez-Lopezello, Laura Verónica Hernández-Cuevas, Rafael F. del Castillo, Celerino Robles

Publicado en: Revista Mexicana de Biodiversidad

**Citar como:** Álvarez-Lopezello, J., Hernández-Cuevas, L.V., del Castillo, R. and Robles, C. (2018). Second world record of *Glomus trufemii* (Glomeromycota, Fungi), an arbuscular mycorrhizal fungus from a Mexican savanna. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 9: 298–300.

**Segundo registro mundial de *Glomus trufemii* (Glomeromycota: Fungi), un hongo micorrízico arbuscular de una sabana Mexicana**

Jonás Álvarez-Lopezello<sup>a</sup>, Laura V. Hernández-Cuevas<sup>b,\*</sup>, Rafael F. del Castillo<sup>a</sup>, Celerino Robles<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR Oaxaca, Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, 71230, México

<sup>b</sup> Universidad Autónoma de Tlaxcala, CICB, CA Ciencias Biológicas, Km 10.5 Autopista Texmelucan-Tlaxcala, Ixtacuixtla, Tlaxcala, 90120, México

\*Autor para correspondencia: fungicuevas@hotmail.com

**Resumen**

En México, los estudios de la diversidad de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) aún son escasos. Se reporta el segundo registro de *Glomus trufemii* (Glomeraceae) para el mundo y el primero para México, de una sabana tropical húmeda. Estos resultados incitan a incrementar los inventarios de HMA en las sabanas y a preservar estos ecosistemas amenazados.

**Palabras clave:** Diversidad, especies glomoides, Oaxaca, especies esporocárpicas.

Se han descrito más de 260 especies de hongos micorrízicos arbusculares (HMA) y casi el 25% (aproximadamente 70 especies) corresponden al género *Glomus* (Glomerales, Glomeraceae) el cual forma esporas glomoides con una sola pared con pocas capas (Schüßler y Walker, 2010). Este género se distribuye de ambientes xéricos a húmedos en todo el mundo. Durante una muestreo para el estudio de la diversidad de HMA en la región del Bajo Mixe Oaxaca, México en la planicie

costera del Golfo de México (17° 29' N y 95° 37' O; 100-300 m.s.n.m.), las muestras de suelo rizosférico fueron Recogidas de una sabanas natural (*fide*, A. Gómez-Pompa). La sabana estudiada aquí es reconocida por el estrato herbáceo dominado por las gramíneas *Paspalum* sp., *Panicum* sp., *Hyparrhenia* sp. (Poaceae) y *Cyperus* sp. (Cyperaceae) (Reyes y Zamora, 1977), con árboles aislados de *Quercus oleoides*, *Byrsonima crassifolia* y *Curatella americana*.

Las esporas se extrajeron del suelo mediante tamizado en húmedo seguido de un gradiente de sacarosa (20-60 % volumen de concentración) y centrifugación. Las características morfológicas y las estructuras subcelulares de los especímenes se describieron a partir de esporas montadas en portaobjetos de vidrio permanentes, con alcohol polivinílico-ácido láctico-glicerol con y sin reactivo Melzer's. Las observaciones se realizaron con un microscopio de contraste de interferencia Nomarski (Nikon Optiphot-II) y se tomaron fotografías con una cámara Toupcam (UCMOS02000KPB; ToupTek ToupView software versión x64.3.7.1460). La identificación taxonómica se realizó mediante la comparación y el contraste de los caracteres morfológicos de las esporas y con las especies glomoides de la “International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi” (<http://invam.wvu.edu/>), la página web del Prof. Janusz Blaszkowski (<http://www.zor.zut.edu.pl/Glomeromycota/>) y especies de *Glomus* recién descritas (Goto *et al.*, 2012). El vaucher de especímenes fue depositado en el Herbario TLXM, Centro de Investigación en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala.

### ***Glomus truffemii* B.T. Goto, G.A. Silva y Oehl, 2012**

Los esporocarpos se formaron como filamentos sueltos, de 364-572 µm de diámetro, anaranjado-rojo (2.5YR5/8: “Munsell” carta de colores de suelo) (Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, 1975) por luz reflejada, el peridium y material amorfo están ausentes. Las

esporas se formaron apicalmente en ramas cortas de hifas rectas, elípticas, 67-94 x 90-103  $\mu\text{m}$ , a subglobosas, 69-97  $\mu\text{m}$  de color naranja y anaranjado-rojizo (2.5YR6/8) a marrón rojizo oscuro (10R4/4) por luz transmitida. Esporas abortivas globosas, 34-63  $\mu\text{m}$ , hialinas a amarillas claras ( $\approx$ 2.5Y8/3) cuando se examinan con luz transmitida, pared de esporas doble con dos, capas sw1 y sw2 flexibles. La pared de la espora en esporas maduras se compone de dos capas, la sw1 es hialina, frágil (evanescente), 1-2  $\mu\text{m}$  de ancho; la sw2 es marrón anaranjado (2.5YR7/8) a marrón anaranjado más claro (5YR7/8) por luz transmitida, 6-15  $\mu\text{m}$  de ancho, laminada. Ambas capas continuas a través de hifas en la base de la espora. Reacción de Melzer ausente. La hifa de soporte es de color amarillo claro ( $\approx$ 2.5Y8/4), 5-12  $\mu\text{m}$  de ancho en la base de las esporas, hialina y estrecha 4-10  $\mu\text{m}$  más allá de la espora, pared de 2-4  $\mu\text{m}$  de ancho (Figs. 9 a-e).

Los esporocarpos de color marrón anaranjado sin pteridium ni material amorfo, esporas abortivas y 2 capas sin reacción al Melzer's, son las características sobresalientes de *G. trufemii*. Especies esporocárpicas glomoides similares son *G. aureum* Oehl y Sieverd., que contienen material amorfo, y la capa de la pared de la espora 1 de la pared de la espora se tiñe con el reactivo Melzer's (Oehl *et al.*, 2003); *Funneliformis badium* (Oehl, D. Redecker y Sieverd.) C. Walker y Schüßler que forma una masa central de hifas con proyecciones similares a cistidias; finalmente, *G. brohultii* Herrera-Peraza, Ferrer y Sieverd., tiene hifas recurvadas, semi-bulbosas o bifurcadas en la base de las esporas (Herrera-Peraza *et al.*, 2003).

*Glomus trufemii* fue descrita a partir de esporas recuperadas de suelos de matorrales de dunas de arena en Brasil (Goto *et al.*, 2012). Hasta ahora, esta especie no se había registrado para ningún otro lado; sin embargo, ahora parece que puede tener una distribución tropical más amplia en América. Las especies hospedadoras de *G. trufemii* aún se desconocen; sin embargo, es probable que sean gramíneas (Poaceae y Cyperaceae), debido a su dominancia en los ecosistemas de sabana.

## Agradecimientos

Gracias al IPN por el apoyo logístico (SIP-20161449), a J. Błaszowski y B. Goto por la revisión de fotografías de los especímenes y comentarios, a los revisores anónimos de una versión anterior del manuscrito, a Jhon Newhall Williams por la revisión del idioma. Jonás Álvarez-Lopezello agradece al CONACYT por la beca de Doctorado (266682).

## Referencias

- Goto, B. T., Jardim, J. G., Silva, G. A. D., Furrázola, E., Torres-Arias, Y., y Oehl, F. (2012). *Glomus trufemii* (Glomeromycetes), a new sporocarpic species from Brazilian sand dunes. *Mycotaxon*, 120, 1-9.
- Herrera-Peraza, R. A., Ferrer, R. L., y Sieverding, E. (2003). *Glomus brohultii*: a new species in the arbuscular mycorrhiza forming Glomerales. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 77, 37-40.
- Oehl, F., Wiemken, A., y Sieverding, E. (2003). *Glomus aureum*, a new sporocarpic arbuscular mycorrhizal fungal species from European grasslands. *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 77, 111-115.
- Reyes, C. R., y Zamora, S. C. (1977). Estudio de una sabana de montaña localizada en las estribaciones de la Sierra Madre del Sur. *Ciencia Forestal*, 2, 36-64.
- Schüßler, A., y Walker, C. (2010). The Glomeromycota. A species list with new families and new genera. <http://schuessler.userweb.mwn.de/> (20/04/16).
- U.S. Department of Agriculture (1975). Munsell soil color charts. Kollmorgen, Maryland.



**Figura 9.** *Glomus trufemii*; a) Esporocarpio con esporas maduras y abortivas (flechas). b) Espora madura que muestra las dos capas de la pared de la espora (sw1, sw2) y la pared de la hifa (h-sw1, h-sw2). c) Esporas maduras que muestran el cierre del punete del septo (bs). d) Pared de la capa que muestra la capa hialina externa (sw1) y la capa laminada más interna (sw2). e) Espora abortiva amarillenta que muestra dos paredes flexibles (sw1, sw2).

## **CAPITULO VI**

### **Listado actualizado de los hongos micorrízicos arbusculares de Oaxaca, México**

Jonás Álvarez-Lopezello, Celerino Robles, Laura V. Hernández-Cuevas y Rafael F. del Castillo

Enviado a: *Botanical Sciences*

## **Listado actualizado de los hongos micorrízicos arbusculares de Oaxaca, México**

Jonás Álvarez-Lopezello<sup>1</sup>, Celerino Robles<sup>1,\*</sup>, Laura V. Hernández-Cuevas<sup>2</sup> y Rafael F. del  
Castillo<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR-Oaxaca, Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca,  
71230, México

<sup>2</sup>Universidad Autónoma de Tlaxcala, CIGyA, Ciencias Biológicas, km 105, Texmelucan-  
Ixtacuixtla, Tlaxcala, 90120, México

\*Autor para correspondencia: [crobles@ipn.mx](mailto:crobles@ipn.mx)

### **Resumen**

**Antecedentes:** El conocimiento taxonómico y de diversidad de los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) en el estado de Oaxaca, México es aislado e incipiente. Por lo tanto este estudio presenta una lista actualizada de los HMA que se han registrado en el estado de Oaxaca, México.

**Pregunta:** ¿Cuántas especies de hongos micorrízicos arbusculares hay en el estado de Oaxaca, México?

**Sitio de estudio:** Estado de Oaxaca.

**Métodos:** Se elaboró una lista actualizada de las especies de hongos micorrízicos arbusculares registrados para el estado de Oaxaca.

**Resultados:** La lista incluye 72 especies, distribuidas en 22 géneros, nueve familias y cuatro órdenes. Las familias más diversas fueron Glomeraceae con 24 especies, seguida de Acaulosporaceae (15) y Gigasporaceae (14); mientras que los géneros más diversos fueron

*Acaulospora* y *Glomus* (15 y 8 especies, respectivamente). Las especies más frecuentes fueron *Funneliformis geosporum*, *Acaulospora scrobiculata* y *Acaulospora spinosa*. La mayor riqueza de especies se encontró bajo la rizosfera de *Zea mays* y *Agave angustifolia* (35 y 29 especies, respectivamente).

**Conclusiones:** La riqueza de especies registrada de HMA en el estado de Oaxaca confirma su posición como uno de los estados con la mayor diversidad de especies de HMA de México. El estado de Oaxaca alberga el 50% de las especies de HMA registradas para México.

**Palabras clave:** Biodiversidad, distribución, inventarios fúngicos, Glomeromycota, taxonomía.

## **Introducción**

Los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) son organismos mutualistas simbióticos asociados con aproximadamente el 80 % de las especies de plantas terrestres (Smith y Read, 2008). Se han descrito más de 300 especies de HMA en el mundo, clasificadas en cuatro órdenes, 12 familias y 34 géneros (Oehl *et al.*, 2011; Błaszowski *et al.*, 2015; Schüßler, 2017). Sin embargo, se estima que puede haber hasta 1000 especies según las técnicas moleculares modernas (Kivlin *et al.*, 2011; Öpik *et al.*, 2013).

Los HMA son un componente esencial de los ecosistemas, donde desempeñan un papel activo en la adquisición de agua y nutrientes (macro y micro elementos) para las plantas, especialmente fósforo, a menudo considerado como el nutriente más limitante para las plantas en suelos tropicales de tierras bajas (Hodge y Fitter, 2010; Smith y Smith, 2011), y son moduladores de las poblaciones de varios microorganismos, muchos de los cuales son benéficos para las plantas (Artursson *et al.*, 2006). Los HMA suministran a las plantas hasta el 80% de nitrógeno y el 90% del fósforo requerido (van der Heijden *et al.*, 1998), también mejora la supervivencia, el

crecimiento, la reproducción y la resistencia al estrés biótico y abiótico en las plantas (Wagg *et al.*, 2014; van der Heijden *et al.*, 2015).

El primera listado de especies de HMA realizado para México menciona la presencia de solo 44 especies (Varela y Trejo, 2001). Años más tarde, en el segundo informe sobre la riqueza de las especies de HMA en el país, Montaña *et al.* (2012) reportaron 95 especies. Los estudios más recientes informan la presencia de aproximadamente 150 especies (ver Chimal-Sánchez *et al.*, 2018; Varela *et al.*, 2019), es decir, para México, se ha registrado la mitad (50%) de las especies de HMA que se han descrito alrededor del mundo. Sin embargo, para Oaxaca, el estado con la mayor biodiversidad del país (García-Mendoza *et al.*, 2004) hasta ahora no cuenta con un listado actualizado de las especies de HMA que alberga, ya que gran parte de la información generada está dispersa y es poco accesible (en tesis e informes técnicos), y la gran mayoría no se ha publicado en revistas científicas, lo que dificulta el acceso a la información.

Al asumir que Oaxaca es una zona (“hot spot”) con una importante diversidad de especies de plantas (García-Mendoza *et al.*, 2004), esta contribución tuvo como objetivo inventariar las especies de HMA con la finalidad de aumentar el conocimiento sobre la riqueza de especies de HMA y su distribución en la región de Oaxaca y posteriormente establecer un programa de uso, del mismo modo, para proporcionar una herramienta fácil a aquellos que estén interesados en la taxonomía y de diversidad de los HMA. La lista de verificación continuará actualizándose cuando se agreguen nuevos registros de especies de HMA y cuando se describan nuevas especies para la región, aunque la información presentada aquí es un reflejo del conocimiento actual. Estos datos son esenciales para establecer estrategias de conservación y un mejor uso de los recursos naturales, a través del conocimiento de dónde se encuentran y dónde habitan las especies de HMA.

## **Materiales y métodos**

### *Área de estudio*

Oaxaca se encuentra en el sur de México entre 15° 39' y 18° 09' de latitud N, y 93° 52' y 98° 32' de longitud oeste, y cubre un área de 95,364 km<sup>2</sup> (4.8 % del territorio mexicano) (García-Mendoza *et al.*, 2004) (Figura 10). La topografía es excepcionalmente irregular como resultado de movimientos tectónicos constantes. La elevación varía desde el nivel del mar a lo largo de las llanuras costeras hasta más de 3000 m. La variación climática y fisiográfica se refleja en la diversidad de suelos y comunidades vegetales que existen. Según las actividades económicas y el clima, en Oaxaca se distinguen ocho regiones: Cañada, Costa, Istmo, Mixteca, Papaloapan, Sierra Norte, Sierra Sur y Valles Centrales (García-Mendoza *et al.*, 2004). Dentro del estado, casi todos los tipos de vegetación reportados para México están representados (desde la selva tropical hasta la vegetación xerofítica) (Rzedowski, 1978; García-Mendoza *et al.*, 2004).

### *Base de datos*

Se elaboró una lista actualizada de las especies de HMA con su respectiva frecuencia (número de veces que se ha registrado la especie) y los sitios de muestreo donde la especie se ha registrado. Para este listado se consideraron todos los estudios realizados previamente. La información sobre los taxones de HMA se obtuvo de diferentes fuentes que estaban de forma dispersa en diferentes publicaciones en medios físicos y electrónicos, tesis (grado, maestría y doctorado), proyectos e informes técnicos, y artículos científicos (Varela y Trejo, 2001; López-Guerra, 2003; López-Guerra, 2006; Guadarrama-Chavez *et al.*, 2007; Carballar-Hernández, 2009; Carballar-Hernández *et al.*, 2013; Bautista-Cruz *et al.*, 2014; Robles-Martínez *et al.*, 2015; García-Velasco, 2016; Cruz-Luna, 2017; Hernández-Morales *et al.*, 2017; Álvarez-Lopezello *et al.*, 2018; Chimal-Sánchez *et al.*, 2018; Matias-Méndez *et al.*, 2018; Álvarez-Lopezello *et al.*, 2019a; Álvarez-Lopezello *et al.*,

2019b; de la Cruz-Ortíz, 2019). Antes de la construcción del listado, de todas las fuentes consultadas solo se utilizaron los taxones determinados a nivel específico (con un nombre binomial), es decir, especies como aff., cf., géneros (por ejemplo, *Acaulospora* sp.) y morfotipos no fueron considerados para el listado. Todos los nombres de especies de HMA incluidos en el listado y el nombre de las autoridades se verificaron y actualizaron de acuerdo con el sitio web de A. Schüßler "[http://www.amf-phylogeny.com/amphylo\\_species.html](http://www.amf-phylogeny.com/amphylo_species.html)". La clasificación taxonómica de las especies de HMA en el listado sigue a Redecker *et al.* (2013), actualizado por A. Schüßler "[http://www.amf-phylogeny.com/amphylo\\_species.html](http://www.amf-phylogeny.com/amphylo_species.html)", el cual recopila todos los datos taxonómicos producidos por los expertos en la taxonomía de los HMA y disponibles en diferentes revistas científicas.

## Resultados

El listado de HMA reportados para Oaxaca incluye 72 especies, distribuidas en 22 géneros, nueve familias y cuatro órdenes (Cuadro 10). Las familias mejor representadas en cuanto a la riqueza de especies fueron Glomeraceae con 24 especies, seguida de Acaulosporaceae (15) y Gigasporaceae (14). Las familias con la mayor riqueza de géneros fueron Glomeraceae con seis géneros, seguida de Gigasporaceae con cinco géneros y Diversisporaceae con cuatro géneros (Cuadro 11).

Los géneros más ricos en especies fueron *Acaulospora*, *Glomus*, *Sclerocystis* y *Gigaspora* (Figura 11); Estos cuatro géneros concentran el 51 % de las especies. La mayor riqueza de especies de HMA se ha reportado bajo la rizosfera de *Zea mays* y *Agave angustifolia* (35 y 29 especies, respectivamente) (Figura 12). *Funneliformis geosporus* fue la especie más frecuente (100 %) seguida de *Acaulospora scrobiculata* (81 %) *A. spinosa* y *Entrophospora infrequens* (69 % cada una) (ver frecuencia entre paréntesis, en el Cuadro 10).

## Discusión

El listado de especies de HMA registradas para el estado de Oaxaca (México) revela una gran diversidad (Cuadro 10). El 90 % de las familias de HMA registradas para México por Varela *et al.* (2019) y el 75 % de las familias reportadas en todo el mundo (Błaszowski *et al.*, 2015; Schüßler, 2017) se presentan en el estado. Más de la mitad de los géneros reportados para el mundo y México (> 64 % y > 80 %, respectivamente) están presentes en Oaxaca y casi una cuarta parte de las especies descritas en el mundo (23 %) y la mitad (50 %) de las especies de HMA registradas para México (Schüßler, 2017; Montaña *et al.*, 2012; Chimal-Sánchez *et al.*, 2018; Varela *et al.*, 2019), superando la riqueza de las especies de HMA reportadas para Chiapas, Tabasco y Veracruz, el estados con la mayor riqueza hasta ahora (Varela *et al.*, 2008; Salgado-García *et al.*, 2014; Rodríguez *et al.*, 2014; Trejo *et al.*, 2016; Bertolini *et al.*, 2018; Posada *et al.*, 2018). Esta riqueza fúngica podría ser sorprendente para un estado que hasta hace unos años apenas se había explorado, con solo dos especies registradas (*Acaulospora foveata* y *Sclerocystis clavispora*) en el momento del primer inventario de HMA para México (Varela y Trejo, 2001); sin embargo, en los últimos años ha habido un aumento en el número de estudios sobre la diversidad y la taxonomía de HMA de varios ecosistemas y agroecosistemas (Figura 10 y 12). A pesar del aumento y los esfuerzos realizados en los últimos años (Figura 13) para conocer la diversidad de especies de HMA en el estado de Oaxaca, todavía está lejos de ser conocida y posiblemente alberga un número mucho mayor de lo que se conoce actualmente. Este estado mexicano presenta una alta heterogeneidad topográfica, climática, edáfica, vegetativa y una gran riqueza de flora con muchos endemismos (García-Mendoza *et al.*, 2004), que podría albergar una riqueza alta y aún desconocida de especies de HMA, y posiblemente Muchos de ellos sean especies nuevas.

Glomeraceae, Acaulosporaceae y Gigasporaceae con la mayor riqueza de especies de HMA en el estado de Oaxaca (Cuadro 11) son las mismas familias con el mayor número de especies registradas en todo el país (Montaño *et al.*, 2012; Varela *et al.*, 2019). *Acaulospora*, *Glomus*, *Sclerocystis* y *Gigaspora* fueron los géneros con mayor riqueza específica en el estado de Oaxaca (Figura 11), como sucede en otros estados mexicanos (Varela *et al.*, 2008, Salgado-García *et al.*, 2014; Rodríguez *et al.*, 2014; Trejo *et al.*, 2016; Bertolini *et al.*, 2018; Posada *et al.*, 2018), y también en México (Montaño *et al.*, 2012; Varela *et al.*, 2019). *Acaulospora* y *Glomus* son generalmente los géneros de HMA más frecuentes y ricos en estudios de diversidad en todo el mundo; son citados como generalistas y capaces de existir bajo condiciones ambientales y edáficas variables (Bhardwaj *et al.*, 1997; Carvalho *et al.*, 2003; Escudero y Mendoza, 2005).

*Funneliformis geosporus*, fue la especie más frecuente y prácticamente está presente en todas las comunidades de plantas hasta el momento, lo que indica que podría ser una especie generalista y con una baja especificidad ambiental, como lo sugirieron Carballar-Hernández *et al.* (2013) y Guadarrama *et al.* (2014), la misma situación podría ser cierta para *A. scrobiculata*, una de las especies de HMA más citadas en territorio mexicano (Montaño *et al.*, 2012), y la segunda más frecuentemente registrada también en Oaxaca. Por el contrario, el otro grupo importante de especies, *Claroideoglomus lamellosum*, *Glomus ambisporum*, *G. macrocarpum*, *Rhizophagus microaggregatum*, *Sclerocystis liquidambaris*, *S. taiwanensis*, *Acaulospora minuta*, *A. reducta*, *A. undulata*, *Corymbiglomus globiferum*, *Oehlia diaphana*, *Dentiscutata reticulata*, *Gigaspora candida*, *G. ramisporophora*, *Racocetra fulgida*, *R. verrucosa*, *Scutellospora calospora*, *Pacispora scintillans*, y *Paraglomus occultum*, han sido reportadas solo una vez para el estado de Oaxaca (Cuadro 10), lo que podría llevar a considerarlas como especies raras, por ejemplo, *A. minuta* y *A. reducta* son conocidas para México solo de Oaxaca (Chimal *et al.*, 2018). Sin embargo, esta rareza puede ser producto de la falta de registros, lo cual es un impulso a continuar con más estudios

taxonómicos de HMA en el estado de Oaxaca, ya que todavía hay regiones que no se han explorado, como La Cañada y La Costa, mientras que otras áreas han sido ampliamente estudiado, como Valles Centrales (Figura 10), y menos del 1 % de los suelos rizosfericos de especies de plantas silvestres y cultivadas en Oaxaca han sido estudiados.

La mayor riqueza de especies de HMA se han encontrado bajo la rizosfera de *Zea mays* y *Agave angustifolia*, y coincide inequívocamente con el hecho de que son las especies más estudiadas (a nivel rizosferico) y de mayor interés económico y cultural en el estado de Oaxaca. Sin embargo, la diversidad de HMA de estas especies vegetales está lejos de ser completa pues todavía hay muchos sitios y condiciones ambientales donde se cultivan que no se han explorado.

En conclusión, los hallazgos mostrados en este estudio sugieren que Oaxaca es el estado con la mayor diversidad de especies de HMA en el país debido a que el estado alberga la mitad de las especies reportadas para México y reafirma su lugar como el estado mexicano más diverso. Sin embargo, también exhibe la falta de estudios de diversidad de HMA y, por lo tanto, la necesidad de continuar explorando el estado, especialmente en regiones y plantas, como las endémicas, que no se han estudiado.

### **Agradecimientos**

Agradecemos al Instituto Politécnico Nacional por su apoyo financiero (SIP 20196131 y 20195601). Lucia Varela-Fregoso ayudó en la identificación de especies de HMA. Raúl Rivera-García ayudó en la elaboración del mapa. A Rodolfo Solano Gómez y a los revisores anónimos por sus sugerencias en una versión anterior del manuscrito. Jonás Álvarez-Lopezello agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca (266682).

## Referencias

- Álvarez-Lopezello, J., Hernández-Cuevas, L. V., del Castillo, R. F. y Robles, C. (2018). Second world record of *Glomus trufemii* (Glomeromycota: Fungi), an arbuscular mycorrhizal fungus from a Mexican savanna. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89, 298-300.
- Álvarez-Lopezello, J., Hernández-Cuevas, L. V., del Castillo, R. F. y Robles, C. (2019a). Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Brachiaria brizantha* pastures in lowlands of Oaxaca, Mexico. *Grassland Science*, 00, 1-5.
- Álvarez-Lopezello, J., del Castillo, R. F., Robles, C. y Hernández-Cuevas, L. V. (2019b). Spore diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in human-modified neotropical ecosystems. *Ecological Research*, 34, 394-405.
- Artursson, V., Finlay, R. D. y Jansson, J. K. (2006). Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. *Environmental Microbiology*, 8, 1-10.
- Bautista-Cruz, A. A., Montaña, N. M., Camargo-Ricalde, S. L. y Pacheco, L. (2014). Hongos micorrizógenos arbusculares y nutrientes del suelo asociados a cuatro especies de helechos en dos ecosistemas de Oaxaca, México. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 20, 199-212.
- Bhardwaj, S., Dudeja, S. S. y Khurana, A. (1997). Distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in the natural ecosystem. *Folia Microbiologica*, 42, 589-594.
- Bertolini, V., Montaña, N. M., Sánchez, E. C., Fregoso, L. V., Ruiz, J. G. y Vázquez, J. M. M. (2018). Abundancia y riqueza de hongos micorrizógenos arbusculares en cafetales de Soconusco, Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 66, 91-105.

- Błaszowski, J., Chwat, G. y Góralaska, A. (2015). *Acaulospora ignota* and *Claroideoglossum hanlinii*, two new species of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) from Brazil and Cuba. *Mycological Progress*, 14, 1-11.
- Carvalho, L. M., Correia, P. M., Ryel, R. J. y Martins-Loução, M. A. (2003). Spatial variability of arbuscular mycorrhizal fungal spores in two natural plant communities. *Plant and Soil*, 251, 227-236.
- Carballar-Hernandez, S. (2009). Variación temporal de la diversidad de hongos de micorriza arbuscular y el potencial micorrízico en especies silvestres de *Agave* en Oaxaca. MSc. Thesis, Instituto Politécnico Nacional, Oaxaca, Mexico.
- Carballar-Hernández, S., Palma-Cruz, F. J., Hernández-Cuevas, L. y Robles, C. (2013). Arbuscular mycorrhizal potential and mycorrhizal fungi diversity associated with *Agave potatorum* Zucc. in Oaxaca, Mexico. *Ecological Research*, 28, 217-226.
- Chimal-Sánchez, E., Reyes-Jaramillo, I., Salmerón-Castro, J. Y., Vázquez-Pérez, N. y Varela-Fregoso, L. (2018). Cuatro nuevos registros de hongos micorrizógenos arbusculares (Glomeromycota) asociados con *Agave karwinskii* y *A. angustifolia* (Agavaceae) de Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana*, 125, 173-187.
- Cruz-Luna, D. N. (2017). Características morfométricas de hongos formadores de hongos de micorrizas asociados a *Agave nussaviorum* Garcia-Mend. de Oaxaca. BSc. Thesis, Universidad Autónoma Benito Juárez de Oaxaca, Oaxaca, México.
- De la Cruz-Ortíz, A. V. (2019). Evaluación de micorrizas arbusculares en la producción de jitomate criollo *Solanum lycopersicum* L., bajo casa sombra en el Espinal, Oaxaca. BSc. Thesis, Instituto Tecnológico de Comitancillo. Oaxaca, México.
- Escudero, V. y Mendoza, R. (2005). Seasonal variation of arbuscular mycorrhizal fungi in temperate grasslands along a wide hydrologic gradient. *Mycorrhiza*, 15, 291-299.

- García-Mendoza, A. J., Ordoñez, M. J. y Briones-Salas, M. (2004). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza. México DF, México. World Wildlife Fund, México.
- García-Velasco, G. P. 2016. Diversidad y potencial fitorremediador de hongos de micorriza arbuscular en especies vegetales que colonizan jales mineros. MSc. Thesis, Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca, México.
- Guadarrama-Chávez, P., Camargo-Ricalde, S. L., Hernández-Cuevas, L. y Castillo-Argüero, S. (2007). Los hongos micorrizógenos arbusculares de la región de Nizanda, Oaxaca, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 81, 131-137.
- Guadarrama, P., Castillo, S., Ramos-Zapata, J. A., Hernández-Cuevas, L. V. y Camargo-Ricalde, S. L. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungal communities in changing environments: The effects of seasonality and anthropogenic disturbance in a seasonal dry forest. *Pedobiologia*, 57, 87-95.
- Hernández-Morales, J. L., López-Sánchez, C., Robles-Pérez, C. y Palma-Cruz, F. J. (2017). Nuevos reportes de hongos micorrízicos arbusculares en *Agave potatorum*, en la Mixteca Oaxaqueña. *Revista Mexicana de Agroecosistemas*, 4, 37-47.
- Hodge, A. y Fitter, A. H. (2010). Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 13754-13759.
- Kivlin, S. N., Hawkes, C. V. y Treseder, K. K. (2011). Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 43, 2294-2303
- López-Guerra, I. (2003). Aislamiento e identificación de hongos micorrízicos arbusculares nativos de suelos de los Valles Centrales de Oaxaca. BSc. Thesis, Universidad Autónoma Benito Juárez de Oaxaca. Oaxaca, México.

- López-Guerra, I. (2006). Hongos de micorriza arbuscular en diferentes sistemas de producción de maguey mezcalero (*Agave angustifolia* Haw.) en Oaxaca. MSc. Thesis, Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca, México.
- Méndez-Matias, A., Robles, C. y Hernández-Cuevas, L. V. (2018). Riqueza de especies de hongos de micorriza arbuscular en parcelas de maíz de zonas con estrés hídrico. Informe técnico. Instituto Politécnico Nacional.
- Montaño, N. M., Alarcón, A., Camargo-Ricalde, S. L., Hernández-Cuevas, L. V., Álvarez-Sánchez, J., González-Chávez, M. C., Gavito, M., Sánchez-Gallen, I., Ramos-Zapata, J., Guadarrama, P., Maldonado-Mendoza, I. E., Castillo-Argüero, S., García-Sánchez, R., Trejo, D. y Ferrera-Cerrato, R. (2012). Research on arbuscular mycorrhizae in Mexico: an historical synthesis and future prospects. *Symbiosis*, 57, 111-126.
- Oehl, F., Sieverding, E., Palenzuela, J., Ineichen, K. y Silva, G. A. (2011). Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. *IMA Fungus*, 2, 191-199.
- Öpik, M., Davison, J., Moora, M. y Zobel, M. (2013). DNA-based detection and identification of Glomeromycota: the virtual taxonomy of environmental sequences. *Botany*, 92, 135-147.
- Posada, R. H., de Prager, M. S., Heredia-Abarca, G. y Sieverding, E. (2018). Effects of soil physical and chemical parameters, and farm management practices on arbuscular mycorrhizal fungi communities and diversities in coffee plantations in Colombia and Mexico. *Agroforestry Systems*, 92, 555-574.
- Redecker, D., Schüßler, A., Stockinger, H., Stürmer, S. L., Morton, J. B. y Walker, C. (2013). An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza*, 23, 515-531.
- Robles-Martínez, M. L., Rivera-Becerril, F., Hernández-Cuevas, L. V., Ortega-Larrocea, M. P. y Robles, C. (2015). Spatial and seasonal variations in mycorrhizal potential and diversity of

arbuscular mycorrhizal fungi in *Agave angustifolia* Haw. agroecosystems in Oaxaca, Mexico. Informe técnico. Instituto Politécnico Nacional.

Rodríguez-Morelos, V. H., Soto-Estrada, A., Pérez-Moreno, J., Franco-Ramírez, A. y Díaz-Rivera, P. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungi associated with the rhizosphere of seedlings and mature trees of *Swietenia macrophylla* (Magnoliophyta: Meliaceae) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 87, 1-10.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Mexico City: Limusa.

Salgado-García, S., Castelán-Estrada, M., Jiménez-Jerónimo, R., Gómez-Leyva, J. F. y Osorio-Miranda, M. (2014). Diversidad de hongos micorrícicos arbusculares en suelos cultivados con caña de azúcar en la región de la Chontalpa, Tabasco. *Revista Mexicana de Micología*, 40, 7-16.

Schüßler, A. (2017). Glomeromycota: species list. <http://www.amf-phylogeny.com/> (consulted April 2019).

Smith, S. E., y Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis*. Amsterdam, the Netherlands: Academic Press.

Smith, S. E. y Smith, F. A. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology*, 62, 227-250.

Trejo, D., Barois, I. y Sangabriel-Conde, W. (2016). Disturbance and land use effect on functional diversity of the arbuscular mycorrhizal fungi. *Agroforestry Systems*, 90, 265-279.

Van der Heijden, M. G., Klironomos, J. N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiekmen, A. y Sanders, I. R. (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396, 69-72.

- Van der Heijden, M. G., Martin, F. M., Selosse, M. A. y Sanders, I. R. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: The past, the present, and the future. *New Phytologist*, 205, 1406-1423.
- Varela, F. L., Estrada-Torres, A., Álvarez-Sánchez, F. J. y Sánchez-Gallén, I. (2008). Catálogo ilustrado de hongos micorrizógenos arbusculares de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Varela, F. L., Hernández-Cuevas, L. V., Chimal-Sánchez, E. y Montaña, A. N. (2019). Diversidad taxonómica de hongos micorrizógenos arbusculares citados de México. Álvarez, S. J., Rodríguez, G. P. y Alarcón, A. (Eds.). Biodiversidad de microorganismos de México. Importancia, aplicación y conservación. Universidad Nacional Autónoma de México. Primera edición digital.
- Varela, F. L. y Trejo, D. (2001). Los hongos micorrizógenos arbusculares como componentes de la biodiversidad del suelo en México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, número especial, 1, 39-51.
- Wagg, C., Bender, S. F., Widmer, F. y van der Heijden, M. G. (2014). Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 5266-5270.

**Cuadro 10.** Listado actualizado de las especies de hongos micorrízicos arbusculares registrados en Oaxaca, México y el sitio de muestreo donde la especie ha sido reportada (ver abreviaturas) y su frecuencia de observación entre paréntesis. Abreviaturas: TRF = bosque tropical lluvioso, PAST = potreros, SAV = sabana, PP = plantaciones de pino, STS = matorral tropical semiárido, CF = bosque mesófilo, TM = cultivos de tomate y chile, MT = jales mineros, SV (TDF) = vegetación secundaria (bosque seco tropical), TDF = bosque seco tropical, A. an = *Agave angustifolia*, A. po = *Agave potatorum*, A. ma = *Agave marmorata*, A. Ka = *Agave karwinskii*, A. nu = *Agave nussaviorum*, y Z. ma = *Zea mays*.

---

Especies de hongos micorrízicos arbusculares

---

**Glomerales**

**Claroideoglomeraceae**

*Claroideoglo mus claroideum* C. Walker & Schuessler; A. po, A. ma, A. ka, Z. ma, SV (TDF), TDF (38 %)

*Claroideoglo mus drummondii* C. Walker & Schuessler; TRF, PAST, SAV, PP, TC (31 %)

*Claroideoglo mus etunicatum* C. Walker & Schuessler; A. an, MT, A. nu, Z. ma (25 %)

*Claroideoglo mus lamellosum* C. Walker & Schuessler; Z. ma (6.3 %)

**Glomeraceae**

*Funneliformis geosporus* C. Walker & Schuessler; TRF, PAST, SAV, PP, STS, CF, TC, A. an, A. po, A. ma, A. ka, MT, A. nu, Z. ma, SV (TDF), TDF (100 %)

*Funneliformis mosseae* C. Walker & Schuessler; STS, CF, TC, A. an, A. po, A. ka, A. ma, MT, Z. ma (56 %)

*Funneliformis verruculosus* C. Walker & Schuessler; A. an, SV (TDF) (13 %)

*Glomus ambisporum* G.S. Sm. & N.C. Schenck; A. nu (6.3 %)

*Glomus glomerulatum* Sieverd.; TRF, PAST, SAV, PP, TC (31 %)

*Glomus macrocarpum* Tul. & C. Tul.; A. po (6.3 %)

*Glomus microcarpum* Tul. & C. Tul.; A. po, A. ma, A. ka (19 %)

*Glomus microaggregatum* Koske, Gemma & Olexia; Z. ma (6.3 %)

*Glomus spinuliferum* Sieverd. & Oehl; STS, CF, A. an, A. po, A. ma, A. ka, MT (44 %)

*Glomus tenebrosus* S.M. Berch; Z. ma, SV (TDF) TDF (19 %)

*Glomus trufemii* B.T. Goto, G.A. Silva & Oehl; TRF, SAV, PP (19 %)

*Rhizophagus microaggregatum* Sieverd., G.A. Silva & Oehl; Z. ma, SV (TDF) (13 %)

*Rhizophagus aggregatus* C. Walker; A. an, SV (TDF) (13 %)

*Rhizophagus clarus* C. Walker & Schuessler; STS, CF, TC, A. an, A. po, MT Z. ma (44 %)

*Rhizophagus fasciculatus* C. Walker & Schuessler; TRF, PAST, SAV, PP, TC, A. an, MT, Z. ma (50 %)

*Rhizophagus intraradices* C. Walker & Schuessler; TC, A. an, A. po, A. ma, A. ka, A. nu, Z. ma (44 %)

*Sclerocystis liquidambaris* C.G. Wu & Z.C. Chen; A. an (6.3 %)

*Sclerocystis clavispora* Trappe; A. po, A. ma, SV (TDF), TDF (25 %)

*Sclerocystis dussi* Höhn.; Z. ma, SV (TDF) (13 %)

*Sclerocystis rubiformis* Gerd. & Trappe; STS, CF, A. an, A. nu (25 %)

*Sclerocystis sinuosa* Gerd. & B.K. Bakshi; TC, A. an, Z. ma, SV (TDF) (25 %)

*Sclerocystis taiwanensis* C.G. Wu & Z.C. Chen; SAV (6.3 %)

*Septoglomus constrictum* Sieverd., G. A. Silva & Oehl; TRF, PAST, SAV, PP, CF, TC, A. an, MT, Z. ma (56 %)

*Septoglomus viscosum* C. Walker, D. Redecker, D. Stille & A. Schüßler; TC, A. po, A. nu (19 %)

### **Diversisporales**

#### **Acaulosporaceae**

*Acaulospora delicata* C. Walker, C.M. Pfeiff. & Bloss; A. an, Z. ma, SV (TDF), TDF (25 %)

*Acaulospora denticulata* Sieverd. & S. Toro; CF, A. po (13 %)

*Acaulospora excavata* Ingleby & C. Walker; A. an, Z. ma (13 %)

*Acaulospora foveata* Trappe & Janos; TRF, PAST, SAV, PP, A. nu, Z. ma, SV (TDF) (44 %)

*Acaulospora kentinensis* (C.G. Wu & Y.S. Liu) Kaonongbua, J.B. Morton & Bever; TC, MT, Z. ma (19 %)

*Acaulospora laevis* Gerd. & Trappe; TRF, SAV, PP, PAST, CF, Z. ma, SV (TDF) (44 %)

*Acaulospora mellea* Spain & N.C. Schenck; TRF, PAST, SAV, PP, A. an, MtT, Z. ma, SV (TDF), TDF (56 %)

*Acaulospora minuta* Oehl, Tchabi, Hountondji, Palenz., I.C. Sánchez & G.A. Silva; A. ka (6.3 %)

*Acaulospora morrowiae* Spain & N.C. Schenck; TRF, PAST, SAV, PP, TC, A. an, A. po, A. ka, A. ma, MT, Z. ma, SV (TDF) (69 %)

*Acaulospora papillosa* C.M.R. Pereira & Oehl; A. an, A. ka (13 %)

*Acaulospora paulinae* Błaszk.; A. po, A. ma, A. ka (19 %)

*Acaulospora reducta* Oehl, B.T. Goto & C.M.R. Pereira; A. ka (6.3 %)

*Acaulospora rehmi* Sieverd. & S. Toro; A. po, A. ka, Z. ma (19 %)

*Acaulospora scrobiculata* Trappe; TRF, PAST, SAV, PP, CF, TC, A. an, A. po, A. ma, A. ka, Z. ma, SV (TDF), TDF (81 %)

*Acaulospora spinosa* C. Walker & Trappe; TRF, PAST, SAV, PP, CF, A. an, A. po, A. ma, A. ka, MT, Z. ma (69 %)

#### **Diversisporaceae**

*Corymbiglomus globiferum* Błaszk. & Chwat; A. nu (6.3 %)

*Corymbiglomus tortuosum* Błaszk. & Chwat; TC, A. an (13 %)

*Diversispora eburnea* C. Walker & Schuessler; TC, Z. ma (13 %)

*Diversispora spurca* C. Walker & A. Schuessler; TRF, PAST, SAV, PP (25 %)

*Oehlia diaphana* Błaszk., Kozłowska & Dalpé; A. nu (6.3 %)

*Redeckera fulvum* C. Walker & Schuessler; STS, Z. ma, SV (TDF), TDF (25 %)

#### **Gigasporaceae**

*Cetraspora pellucida* Oehl, F.A. Souza & Sieverd.; TRF, PAST, SAV, PP, STS, A. po, Z. ma, SV (TDF), TDF (56 %)

*Dentiscutata erythropus* C. Walker & D. Redecker; SV (TDF) (6.3 %)

*Dentiscutata reticulata* Sieverd., F.A. Souza & Oehl; A. nu (6.3 %)

*Gigaspora albida* N.C. Schenck & G.S. Sm.; A. an, A. po (13 %)

*Gigaspora candida* Bhattacharjee, Mukerji, J.P. Tewari & Skoropad; Z. ma (6.3 %)

*Gigaspora decipiens* I.R. Hall & L.K. Abbott; TRF, PAST, SAV, A. an, A. po, A. ma, Z. ma, SV (TDF), TDF (56 %)

*Gigaspora gigantea* Gerd. & Trappe; SV (TDF), TDF (13 %)

*Gigaspora margarita* W.N. Becker & I.R. Hall; A. po, MT (13 %)

*Gigaspora ramisporophora* Spain, Sieverd. & N.C. Schenck; A. an (6.3 %)

*Racocetra fulgida* F.A. de Souza, I. R. Silva, M.B. Barros-Barreto, B.T. Goto & Oehl; A. ma (6.3 %)

*Racocetra gregaria* Oehl, F.A. Souza & Sieverd.; TRF, PAST, SAV, PP (25 %)

*Racocetra persica* Oehl, F.A. Souza & Sieverd.; TRF, SAV, PP (19 %)

*Racocetra verrucosa* Oehl, F.A. Souza & Sieverd.; A. an (6.3 %)

*Scutellospora calospora* C. Walker & F.E. Sanders; STS (6.3 %)

*Scutellospora dipurpurescens* J.B. Morton & Koske; TRF, PAST, SAV, PP, TC, A. po, A. ma, Z. ma, SV (TDF) (56 %)

**Pacisporaceae**

*Pacispora scintillans* C. Walker, Vestberg & Schuessler; SV (TDF) (6.3 %)

**Archaeosporales**

**Ambisporaceae**

*Ambispora appendicula* C. Walker; TRF; PAST, SAV, PP, A. an, Z. ma (38 %)

*Ambispora gerdemannii* C. Walker, Vestberg & Schuessler; MT, Z. ma, SV (TDF) (19 %)

**Archaeosporaceae**

*Archaeospora schenckii* Walker & Schuessler; TRF; PAST, SAV, PP, A. an (31 %)

*Archaeospora undulata* (Sieverd.) Sieverd., G.A. Silva, B. Goto & Oehl; CF (6.3 %)

**Paraglomerales**

**Paraglomeraceae**

*Paraglomus boliviaum* Oehl & G.A. Silva; A. an, A. ka (13 %)

*Paraglomus occultum* J.B. Morton & D. Redecker; Z.ma (6.3 %)

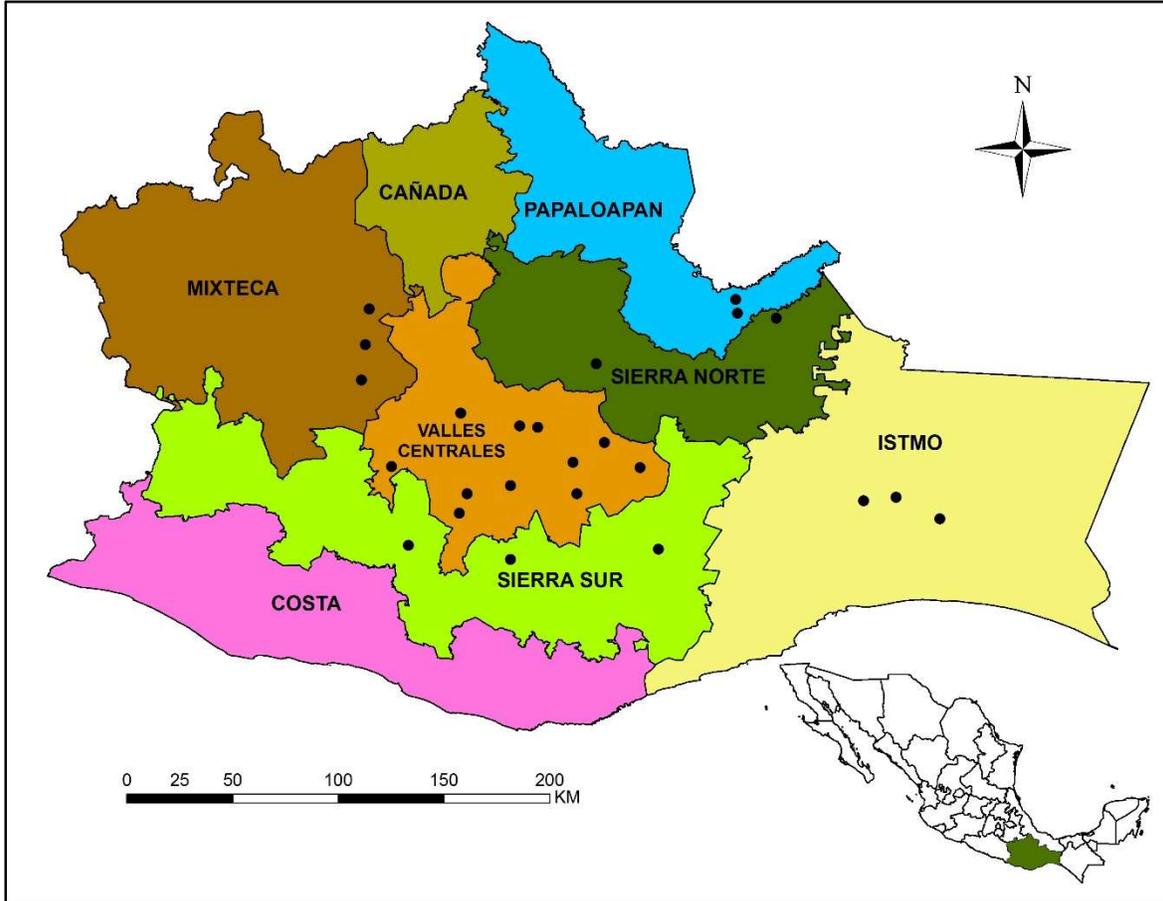
**Unknown affiliation**

*Entrophospora infrequens* R.N. Ames & R.W. Schneid.; STS, CF, TC, A. an, A. po, A. ma, A. ka, MT, Z. ma, SV (TDF), TDF (69 %)

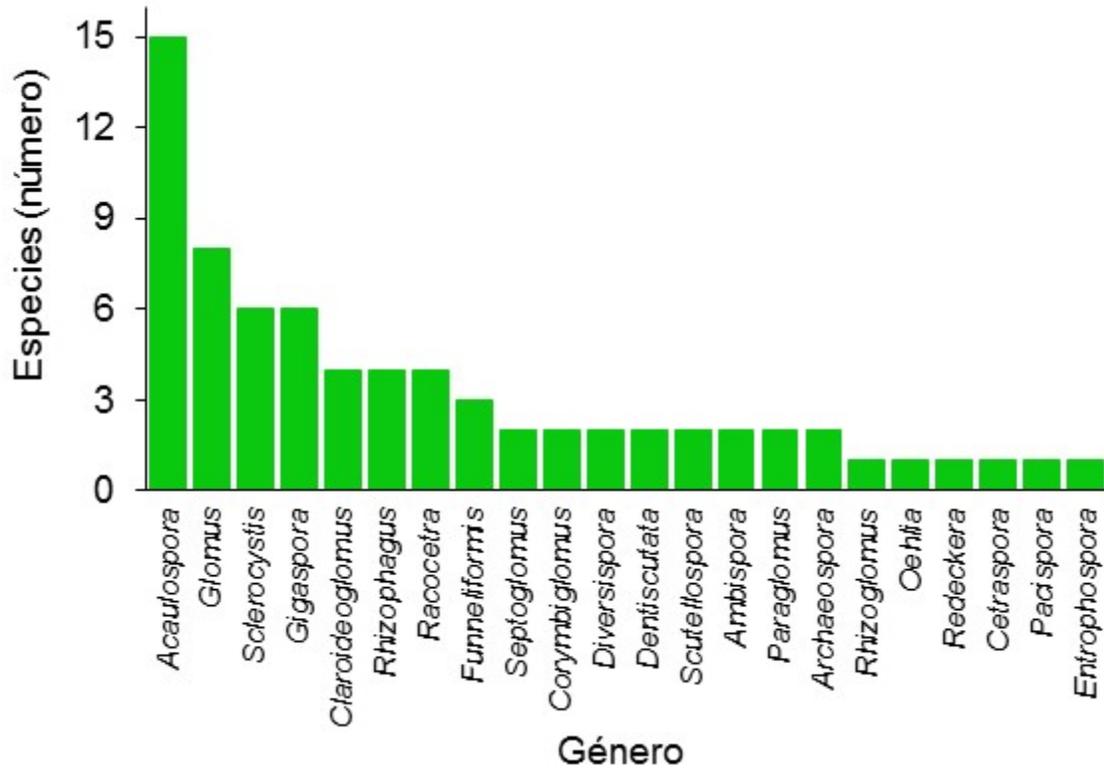
---

**Cuadro 11.** Familias, géneros y especies de hongos micorrízicos arbusculares, registrados en el estado de Oaxaca, México. Entre paréntesis se muestra la proporción de familias y géneros con respecto a su total.

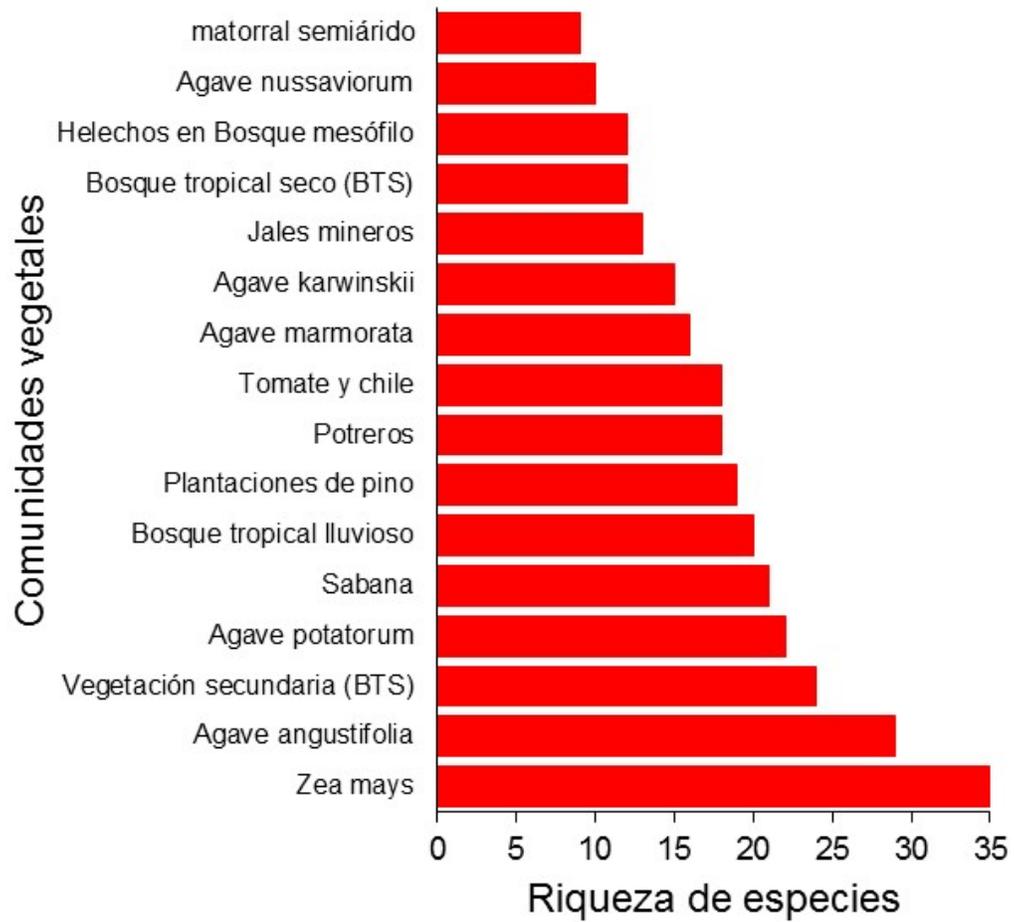
Familias	Géneros (%)	Especies (%)
Claroideoglomeraceae	1 (4.55)	4 (5.56)
Glomeraceae	6 (27.27)	24 (33.33)
Acaulosporaceae	1 (4.55)	15 (20.83)
Diversisporaceae	4 (18.18)	7 (9.72)
Gigasporaceae	5 (22.73)	14 (19.44)
Pacisporaceae	1 (4.55)	1 (1.39)
Ambisporaceae	1 (4.55)	2 (2.78)
Archaeosporaceae	1 (4.55)	2 (2.78)
Paraglomeraceae	1 (4.55)	2 (2.78)
Afiliación incierta	1 (4.55)	1 (1.39)



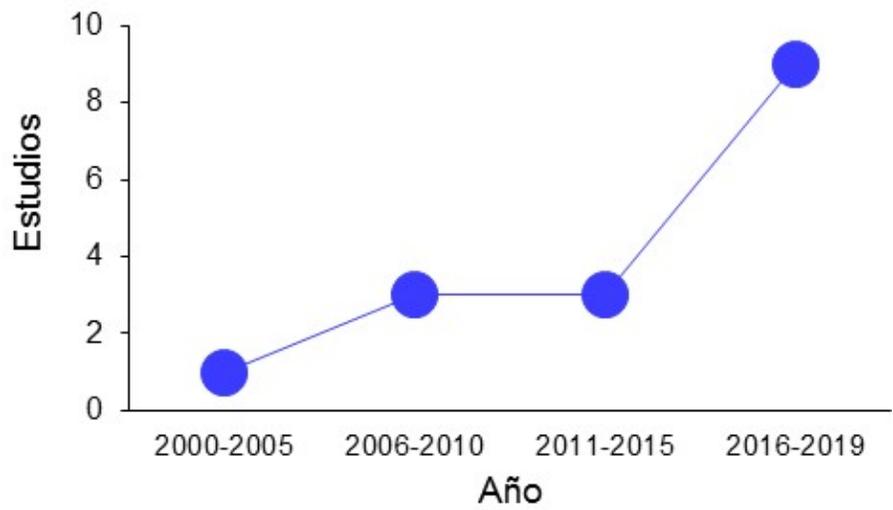
**Figura 10.** Ubicación de estado de Oaxaca en México y sus diferentes regiones. Los círculos negros representan las localidades donde se han realizado estudios de la diversidad de hongos micorrízicos arbusculares.



**Figura 11.** Número de especies por género de hongos micorrízicos arbusculares en el estado de Oaxaca, México.



**Figura 12.** Número de especies de hongos micorrízicos arbusculares en las diferentes comunidades vegetales en el estado de Oaxaca, México.



**Figura 13.** Número de estudios taxonómicos o de diversidad de hongos micorrízicos arbusculares realizados por año en el estado de Oaxaca, México.

## **CAPITULO VII**

**Las interacciones entre los hongos micorrízicos arbusculares y la fertilidad del suelo afectan el crecimiento de plántulas de especies leñosas sucesionales tempranas e intermedias de ecosistemas tropicales**

Jonás Álvarez-Lopezello, Rafael F. del Castillo, Celerino Robles y Laura V. Hernández-Cuevas

**Las interacciones entre los hongos micorrízicos arbusculares y la fertilidad del suelo afectan el crecimiento de plántulas de especies leñosas sucesionales tempranas e intermedias de ecosistemas tropicales**

Jonás Álvarez-Lopezello<sup>1</sup>, Rafael F. del Castillo<sup>1</sup>, Celerino Robles<sup>1</sup> y Laura V. Hernández-Cuevas<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR-Oaxaca, Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, 71230, México

<sup>2</sup>Universidad Autónoma de Tlaxcala, CIGyA, Ciencias Biológicas, km 105, Texmelucan-Ixtacuixtla, Tlaxcala, 90120, México

**Resumen**

La supervivencia y el crecimiento de las plántulas de especies leñosas pertenecientes a etapas sucesionales tempranas e intermedias de los ecosistemas tropicales dependene de la fertilidad del suelo y la dependencia de hongos micorrízicos arbusculares (HMA); sin embargo, aún se conoce muy poco acerca de la interaccione entre estos factores. Para aclarar dicho efecto se evaluó el crecimiento (altura y diámetro) de plántulas de especies leñosas que pertenecen a etapas sucesionales tempranas e intermedias de los bosques tropicales y sabanas en cuatro ensayos, los cuales incluyeron dos tipos de suelo con características contrastantes y la inoculación con HMA. En general, todas las especies evaluadas mostraron el mayor crecimiento en altura y diámetro del tallo en el ensayo que incluyo al suelo con mayores niveles de fertilidad y la inoculación con HMA; en contraste, el menor crecimiento fue observado en el ensayo que incluyo únicamente al suelo con

los niveles más bajos de fertilidad. En conclusión, las interacciones entre los HMA y la fertilidad del suelo parecen incrementar el crecimiento de plántulas de especies leñosas sucesionales tempranas e intermedias de ecosistemas tropicales; por lo tanto, la inoculación de plántulas con HMA debería ser utilizada como una herramienta en proyectos de restauración ecológica.

**Palabras clave:** Crecimiento vegetal, ecosistemas tropicales, Glomeromycota, interacción planta-microorganismo, fertilidad del suelo.

## **Introducción**

La distribución de los ecosistemas tropicales muy a menudo está correlacionada con la variación en la fertilidad del suelo (Askew *et al.*, 1970; Ruggiero *et al.*, 2002, Russo *et al.*, 2005; Turner *et al.*, 2018). Estudios sobre la fertilidad del suelo entre los bosques tropicales y las sabanas han documentado que los suelos de los bosques tropicales muy a menudo tienen mayores concentraciones de nutrientes esenciales para la supervivencia y crecimiento de las plantas, tales como el fósforo, nitrógeno, potasio y carbono orgánico (Mangan *et al.*, 2010; van der Sande *et al.*, 2018). Se ha sugerido que las diferencias en la fertilidad del suelo entre ambos ecosistemas pueden modular la composición y distribución de especies de plantas y la trayectoria sucesional (Mangan *et al.*, 2010; van der Sande *et al.*, 2018; Turner *et al.*, 2018); pero, pocos estudios han examinado el efecto del suelo con características contrastantes (baja y mediana fertilidad) en la supervivencia y crecimiento de plántulas características de las diferentes etapas sucesionales.

El crecimiento y supervivencia de las plántulas de especies leñosas características de las diferentes etapas sucesionales está influenciado por múltiples factores, de los cuales las propiedades fisicoquímicas del suelo y (Estrada-Villegas *et al.*, 2019) y su interacción con los hongos micorrízicos arbusculares (HMA) han sido poco estudiados. La fertilidad del suelo puede

ejercer un fuerte efecto en las comunidades vegetales y en la sucesión ecológica (Powers y Marín-Spiotta, 2017). Un incremento en las concentraciones de fósforo y nitrógeno en el suelo puede aumentar el crecimiento supervivencia y diversidad de plantas (Lu y Mauseel, 2002; Ceccon *et al.*, 2003; Davidson *et al.*, 2004; Siddique *et al.*, 2010; Ayala-Orozco *et al.*, 2017; Werden *et al.*, 2018). Los HMA tiene un papel activo en la absorción de agua y nutrientes (fósforo y nitrógeno principalmente), mejora la supervivencia, el crecimiento, la resistencia a los patógenos y el estrés abiótico (Veiga *et al.*, 2013; Bender *et al.*, 2014; Wagg *et al.*, 2014; Van der Heijden *et al.*, 2015). Además, otro de los beneficios de los HMA es la estabilización de los agregados del suelo (Rillig, 2004). Las interacciones entre los HMA y las plantas regulan el crecimiento vegetal y a su vez los cambios en la estructura y composición de las comunidades vegetales.

En los últimos años, el interés por los HMA se ha centrado en encontrar el papel que tienen en la estructura de las comunidades vegetales, en la sucesión ecológica y su interacción con diferentes especies de plantas (Janos, 1980a; Janos, 1980b; Zangaro *et al.*, 2012; Zangaro *et al.*, 2013; Martínez-García *et al.*, 2015), mostrando el potencial que tienen los HMA para aumentar la supervivencia y crecimiento de las plántulas, y su posible utilización en proyectos de restauración ecológica (Janos 1980; Kardol y Wardle, 2010; Chaudhary *et al.*, 2018). Sin embargo, la inoculación de HMA en plántulas de especies leñosas características de las diferentes etapas sucesionales bajo condiciones de campo podría estar determinada por factores como la compatibilidad de especies, las propiedades fisicoquímicas del suelo y la competencia por la colonización de HMA con otras especies de plantas (Janos, 1980a; Janos, 1980b; Mangan *et al.*, 2010; Zangaro *et al.*, 2012; Zangaro *et al.*, 2013; Martínez-García *et al.*, 2015; van der Sande *et al.*, 2018; Turner *et al.*, 2018; Zangaro *et al.*, 2018). Por lo tanto estos aspectos deben evaluarse en condiciones de campo para una evaluación más apropiada del uso de HMA en proyectos de restauración ecológica.

El potencial de colonización de los HMA en especies de plantas de etapas sucesionales iniciales e intermedias ha sido reportado en algunos estudios (Janos, 1980a; Janos, 1980b; Mangan *et al.*, 2010; Zangaro *et al.*, 2012; Zangaro *et al.*, 2013; Martínez-García *et al.*, 2015); sin embargo se desconoce su efectividad en especies de plántulas leñosas bajo condiciones edáficas contrastantes. El objetivo de este trabajo fue evaluar el crecimiento plántulas de especies leñosas de etapas sucesionales iniciales e intermedias, tales como: *Enterolobium cyclocarpum*, *Cassia grandis*, *Miconia argentea*, *Cochlospermum vitifolium* y *Heliocarpus appendiculatus* bajo dos tipos de suelo con mediana y baja fertilidad, así como la inoculación con HMA. La hipótesis es que el crecimiento vegetal será mayor bajo el suelo con fertilidad media y con la inoculación de HMA.

## **Materiales y métodos**

### *Área Experimental*

El experimento se llevó a cabo en La Trinidad Yaveo, municipio de Santiago Yaveo en la región del Bajo Mixe, Oaxaca, México (17° 27' N, y 95° 32' W) durante Enero a Junio de 2019. El clima es cálido con lluvias en verano. La temperatura media anual es de 25 °C. La precipitación media anual es de 2300 mm, con una temporada de lluvias de Julio a Septiembre (más de 600 mm por mes) y una estación seca de Enero a Abril (menos de 60 mm por mes). La altitud oscila entre los 100 y los 400 m.

### *Muestreo, análisis y esterilización de suelos*

Los suelos utilizados en este estudio son típicos de los bosques tropicales lluviosos (con mediana fertilidad) y sabanas naturales (baja fertilidad; en nitrógeno inorgánico y fosforo disponible

principalmente) (Cuadro 12). Todas las muestras de suelo en ambos ecosistemas fueron tomadas a 20 cm de profundidad. En cada tipo de vegetación se seleccionaron al azar ocho sitios, en cada punto se tomaron varias muestras de suelo utilizando una pala de acero a una profundidad de 0-20 cm. Previo al muestreo del suelo la capa de hojarasca se eliminó manualmente. Las muestras de suelo se mezclaron y homogeneizaron con arena a un volumen 1:1, se tamizaron (2 mm) y esterilizaron con vapor durante 72 horas para eliminar todos los propágulos de HMA. Posteriormente, el suelo fue transferido a bolsas negras de plástico (1000 cm<sup>3</sup>). Para restaurar la comunidad microbiana (bacterias) original de los suelos esterilizados; excepto los HMA, a cada bolsa de plástico con suelo se le agregaron 70 ml de un filtrado obtenido de cada suelo fresco original, cada 20 días, durante 4 veces. Para producir el filtrado, se suspendió 1 kg de cada suelo fresco en 4000 ml de agua y el sobrenadante se filtró a través de un filtro (0.22 µm), que retuvo los propágulos de HMA (Zangaro *et al.*, 2018).

Se midió la textura del suelo (Bouyoucos), el pH (1:2, agua) y la conductividad eléctrica (CE) con un potenciómetro digital (Hanna® HI98129), el carbono orgánico del suelo y materia orgánica (MO, Método de Walkley-Black), fósforo disponible (método de Bray y Kurtz), nitrógeno inorgánico (método de micro-Kjeldahl), capacidad de intercambio catiónico (CIC, método NH<sub>4</sub>OAc) y cationes intercambiables (Ca y Mg) (SEMARNAT, 2002).

#### *Inoculación de HMA y crecimiento de plántulas*

Para la propagación de las esporas de HMA se establecieron macetas trampa, con los suelos de ambos tipos de vegetación y sorgo (*Sorghum* sp.) como planta trampa, las cuales fueron mantenidas bajo condiciones de invernadero durante un año y tres meses. Las especies dominantes de HMA en el inóculo fueron: *Funneliformis geosporus*, *Septogloium constrictum*, *Claroideogloium drummondii*, *Acaulospora mellea*, *Acaulospora scrobiculata*, *Acaulospora spinosa* y *Diversispora*

*spurca*. La determinación de las especies de HMA se realizó considerando descripciones especializadas de los diferentes géneros e información de la “International Culture Collection of (Vesicular) Arbuscular Mycorrhizal Fungi” (INVAM 2016; West Virginia, EE.UU.; <http://invam.wvu.edu/>) y los enlaces disponibles a través de la página web de Schüßler (<http://www.amf-phylogeny.com/>).

Las especies vegetales utilizadas en este experimento fueron: *Enterolobium ciclocarpum*, *Cassia grandis*, *Miconia argentea*, *Cochlospermum vitifolium* y *Heliocarpus appendiculatus*. Para la obtención de las plántulas, las semillas (colectadas previamente) de todas las especies de plantas se desinfectaron con hipoclorito de sodio al 1 % durante 20 minutos, se lavaron tres veces con agua destilada y germinaron en charolas de plástico con arena esterilizada; previo a la germinación, las semillas de las especies *Enterolobium ciclocarpum* y *Cassia grandis* fueron escarificadas, para ello se sumergieron en ácido sulfúrico concentrado por un tiempo de 8-10 minutos, para obtener un éxito de germinación > 95 %. Las plántulas fueron trasplantadas en las bolsas de plástico a los 25 días después de la germinación. Cada plántula recibió de 4-5 g de suelo de inóculo fresco que contenía aproximadamente 640 esporas de HMA, así como raíces colonizadas e hifas. Las plántulas no inoculadas recibieron la misma cantidad de suelo (4-5 g) del inóculo de HMA, el cual previamente se esterilizó en autoclave.

Las plántulas se cultivaron en un vivero (en La Trinidad Yaveo), bajo una malla sombra que permite el 50 % de la luz solar. Las plántulas se regaron con agua cada que fue necesario. Estos procedimientos se usaron para todos los ensayos que se describen a continuación: (1) el primer ensayo, consistió en evaluar el crecimiento de plántulas en un suelo estéril con una fertilidad media (proveniente de bosque tropical). Para ello las semillas germinadas fueron trasplantadas a las bolsas de plástico (preparadas como se describió anteriormente); (2) el segundo ensayo, se realizó de la

misma manera, la única diferencia fue que el suelo empleado fue un suelo con bajos niveles de fertilidad, proveniente de los sitios de sabana natural; (3) el tercer ensayo, consistió en evaluar el crecimiento de plántulas en el suelo con fertilidad media, pero las plántulas fueron inoculadas con un consorcio de HMA nativos provenientes de la región; (4) el cuarto ensayo, de la misma forma consistió en evaluar el crecimiento de las plántulas en el suelo con bajos niveles de fertilidad, pero con las plántulas inoculadas con el consorcio de HMA. Para cada ensayo se utilizaron 30 individuos por especie. A cada plántula se le midió la altura (cm) y el diámetro (mm) del tallo con ayuda de una cinta métrica y un vernier.

#### *Análisis de datos*

El diseño experimental de los cuatro ensayos fue completamente al azar. Las propiedades fisicoquímicas de los suelos fueron comparadas mediante la prueba “T-Student” ( $p < 0.05$ ). Para comparar las diferencias en crecimiento altura (cm) y diámetro (mm) entre los diferentes ensayos se utilizó el análisis Kruskal wallis ( $p < 0.05$ ). La prueba de Dunnet se utilizó para evaluar diferencias por pares entre las medias ( $\alpha = 0.05$ ). Todos los análisis se realizaron utilizando el programa “R” (R Development Core Team, 2019).

#### **Resultados**

El suelo del bosque tropical presentó un pH más ácido y mayores concentraciones de materia orgánica del suelo, carbono orgánico, fósforo, calcio y magnesio, en comparación con la sabana (Cuadro 12). No se encontraron diferencias significativas en las concentraciones de nitrógeno inorgánico, arcilla y limo entre el suelo del bosque tropical y la sabana.

En general, todas las especies evaluadas (excepto *M. argentea*) mostraron el mayor crecimiento en altura y diámetro del tallo en el ensayo que incluyó al suelo con fertilidad media (suelo de bosque tropical) y la inoculación con HMA; en contraste, el menor crecimiento fue observado en el ensayo que incluyó únicamente al suelo con los niveles más bajos de fertilidad (suelo de sabana).

*Heliocarpus appendiculatus*, mostró una altura y diámetro significativamente mayores ( $\text{Chi}^2 = 51.62$ ;  $p < 0.001$  y  $\text{Chi}^2 = 30.43$ ;  $p < 0.001$ ; respectivamente) en el ensayo que incluyó el suelo con fertilidad media más HMA; en contraste, el menor crecimiento en altura y diámetro fue observado en el ensayo con el suelo menos fértil y sin HMA (Figuras 14 y 15).

*Cassia grandis*, mostró una altura significativamente mayor bajo el suelo con niveles medios de fertilidad (con y sin HMA) ( $\text{Chi}^2 = 53.94$ ;  $p < 0.001$ ). El menor crecimiento en altura se observó en el ensayo con suelo con baja fertilidad y sin HMA (Figura 16). No se observaron diferencias significativas en el diámetro en los ensayos con suelo de fertilidad media (con y sin HMA); sin embargo, en el ensayo que incluyó el suelo con bajos niveles de fertilidad y sin HMA se detectó un menor crecimiento ( $\text{Chi}^2 = 56.34$ ;  $p < 0.001$ ) (Figura 17).

*Enterolobium cyclocarpum*, exhibió la mayor altura y diámetro bajo el suelo con niveles medios de fertilidad y HMA ( $\text{Chi}^2 = 54.43$ ;  $p < 0.001$  y  $\text{Chi}^2 = 33.69$ ;  $p < 0.001$ ; respectivamente), seguido por el ensayo con suelo con niveles medios de fertilidad, el suelo con baja fertilidad más HMA y finalmente el suelo con baja fertilidad sin HMA (Figura 18 y 19).

*Cochlospermum vitifolium*, exhibió la mayor altura bajo el suelo con niveles medios de fertilidad y HMA ( $\text{Chi}^2 = 51.81$ ;  $p < 0.001$ ), seguido por el ensayo con suelo con niveles medios de fertilidad, el suelo con baja fertilidad más HMA y finalmente el suelo con baja fertilidad sin

HMA (Figura 20). El mayor crecimiento en diámetro se observó en el suelo con fertilidad media más HMA ( $\text{Chi}^2 = 30.82$ ;  $p < 0.001$ ); no se detectaron diferencias significativas entre los ensayos con suelos con niveles medios de fertilidad y niveles bajos de fertilidad más HMA, el menor crecimiento en diámetro se observó en el ensayo con suelos con baja fertilidad y sin HMA (Figura 21).

*Miconia argentea*, no exhibió diferencias en crecimiento en altura y diámetro bajo ninguno de los cuatro diferentes ensayos ( $\text{Chi}^2 = 0.36$ ;  $p > 0.05$  y  $\text{Chi}^2 = 0.23$ ;  $p > 0.05$ ; respectivamente) (Figura 22 y 23).

## **Discusión**

Los resultados obtenidos en esta investigación sustentan la hipótesis de que los suelos con niveles medios de fertilidad y la inoculación con HMA mejoran el crecimiento de las distintas especies de plántulas de etapas sucesionales iniciales e intermedias; excepto *M. argentea* (Figura 14-23).

El mayor crecimiento de las especies de plántulas fue observado en el ensayo que incluyó el suelo con niveles medios de fertilidad y la inoculación de HMA. Se ha documentado que en suelos con media o baja disponibilidad de fósforo, la colonización micorrízica está generalmente asociada con la respuesta al crecimiento de las plantas (Janos, 1980; Zangaro *et al.*, 2000; Vandresen *et al.*, 2007). Algunos estudios han señalado que el crecimiento de la raíz en las plantas micorrizadas está inversamente relacionado con el nivel de micorrización; es decir, que las plantas con mayor afinidad a las micorrizas invierten menos energía en la producción de raíces y por lo tanto en la exploración del suelo (Föehse *et al.*, 1991; Itoh y Barber, 1983; Leuschner *et al.*, 2009; Zangaro *et al.*, 2008), aunque estos patrones no son consistentes son un buen parámetro a tomar en

cuenta. Pese a la respuesta positiva en la mayoría de las especies de plántulas inoculadas con HMA este estudio presenta muchas debilidades; como el hecho de que no se halla evaluado la proporción de biomasa aérea y terrestre, así como el área foliar, la colonización micorrízica en todos los individuos evaluados y la densidad final de esporas, como parámetro indirecto de cuál fue la especie de HMA con el que la planta pudo tener una mayor asociación.

La fertilidad del suelo (sin inoculación de HMA) por si misma tuvo un efecto significativo en la altura y diámetro de las especies de plántulas; en comparación con el ensayo que incluyó suelos con bajos niveles de fertilidad de suelo. Patrones similares han sido observados por Janos (1980), Vandresen *et al.* (2007) y algunas observaciones de Zangaro *et al.* (2012 y 2013). El fosforo es uno de los principales nutrientes limitantes en los ecosistemas tropicales, y junto con el nitrógeno son probablemente los nutrientes más limitantes en el crecimiento de las diferentes especies de plantas (Hodge y Fitter 2010; Smith y Smith 2011). El mayor crecimiento en las distintas especies analizadas en el ensayo que incluyo al suelo con niveles de fertilidad media; en contraste, con el ensayo con suelos con fertilidad baja puede deberse a una mejor disponibilidad y asimilación de los nutrientes por parte de las plántulas. En bosque maduros, se ha se ha encontrado que los nutrientes del suelo pueden determinar la distribución de especies (Hall *et al.*, 2004, Turner *et al.*, 2018). En los bosques secundarios jóvenes, la fertilidad del suelo en términos de nitrógeno y fosforo puede tener efectos significativos en el rendimiento de la planta (Ayala-Orozco *et al.*, 2017). Se ha encontrado que un incremento en las concentraciones fosforo y nitrógeno pueden determinar la distribución de las especies de plantas, incrementar su crecimiento (Davidson *et al.*, 2004; Wender *et al.*, 2018).

El suelo representa un gradiente de nutrientes que varía en niveles de fertilidad como la materia orgánica que va de muy alta a alta, el nitrógeno de niveles medios a muy bajos y el fosforo

que va de concentraciones medias a bajas. (Cuadro 12). La disponibilidad de fósforo y nitrógeno afectan las tasas fotosintéticas de las hojas (Reich *et al.*, 2009), y que son clave para el crecimiento de raíces finas (Powers y Pérez-Aviles, 2013). Los resultados en niveles de fertilidad del suelo son comparables con los de Reyes y Zamora (1974), hallados en ecosistemas tropicales de la región y estos resultados están respaldados por los de Furley (1999) y Bond (2010) para las regiones tropicales. En resumen, la variabilidad de los nutrientes del suelo afecta el crecimiento y supervivencia de las diferentes especies de plantas.

El bosque tropical exhibió una fertilidad más alta que la observada en la sabana; en particular, los niveles de nitrógeno y fósforo disponible fueron más altos en el bosque tropical. Con los niveles más altos de fertilidad del suelo, los beneficios de las asociaciones de micorrizas con la planta parecen disminuir a medida que la planta tiene menores necesidades de asociarse con las micorrizas para obtener sus nutrientes del suelo (Alguacil *et al.* 2010; Hodge y Fitter 2010; Smith y Smith 2011). Por lo tanto, la consideración de la composición de las especies de plantas y los nutrientes del suelo puede ayudar a explicar el patrón de colonización de raíces observado (Zangaro *et al.* 2012; Zangaro *et al.* 2013).

### **Agradecimientos**

Se agradece al Instituto Politécnico Nacional por su apoyo financiero (SIP 20195601). A Oscar Pérez García y al señor Mario Chávez, por el apoyo y las facilidades recibidas para la realización del trabajo de campo y experimental. Jonás Álvarez-Lopezello agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca (266682).

## Referencias

- Askew, G, Moffatt, D, Montgomery, R y Searl, P. (1970). Interrelationships of soils and vegetation in the savanna-forest boundary zone of North-Eastern Mato Grosso. *The Geographical Journal*, 136: 370-376.
- Ayala-Orozco, B., Gavito, M. E., Mora, F., Siddique, I., Balvanera, P., Jaramillo, V. J., . . . Martínez-Meyer, E. (2017). Resilience of Soil Properties to Land-Use Change in a Tropical Dry Forest Ecosystem. *Land Degradation & Development*, 29(2), 315–325.
- Bender, SF, Valadares, RBDS, y Taudiere, A. (2014). Mycorrhizas: Dynamic and complex networks of power and influence. *New Phytologist*, 204: 15-18.
- Bond, W. J. (2010). Do nutrient-poor soils inhibit development of forests? A nutrient stock analysis. *Plant and Soil*, 334, 47–60.
- Ceccon, E., Huante, P. & Campo, J. (2003). Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the survival and recruitment of seedlings of dominant tree species in two abandoned tropical dry forests in Yucatán, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 182(1), 387-402.
- Davidson, E. A., Reis de Carvalho, C. J., Vieira, I. C., Figueiredo, R. d. O., Moutinho, P., Yoko Ishida, F., . . . Kalif, K. (2004). Nitrogen and Phosphorus Limitation of Biomass Growth in a Tropical Secondary Forest. *Ecological Applications*, 14(4), S150-S163.
- Estrada-Villegas, S., Bailón, M., Hall, J. S., Schnitzer, S. A., Turner, B. L., Caughlin, T. T., y van Breugel, M. (2019). Edaphic factors and initial conditions influence successional trajectories of early regenerating tropical dry forests. *Journal of Ecology*, 00:1-15.
- Föhse, D., Claassen, N., y Jungk, A. (1991). Phosphorus efficiency of plants. *Plant and Soil*, 132(2), 261-272.
- Furley, P. A. (1999). The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography*, 8, 223–241.

- Hall, J. S., McKenna, J. J., Ashton, P. M. S. y Gregoire, T. G. (2004). Habitat characterizations underestimate the role of edaphic factors controlling the distribution of *Entandrophragma*. *Ecology*, 85: 2171-2183.
- Hodge, A., y Fitter, A. H. (2010). Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 13754–13759.
- Itoh, S., y Barber, S. A. (1983). Phosphorus Uptake by Six Plant Species as Related to Root Hairs 1. *Agronomy Journal*, 75(3), 457-461.
- Janos DP. (1980a) Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica*, 56-64.
- Janos, D. P. (1980). Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology*, 61: 151-162.
- Leuschner, C., Harteveld, M., y Hertel, D. (2009). Consequences of increasing forest use intensity for biomass, morphology and growth of fine roots in a tropical moist forest on Sulawesi, Indonesia. *Agriculture, ecosystems & environment*, 129(4), 474-481.
- Lu, D., Moran, E. y Mausel, P. (2002). Linking Amazonian secondary succession forest growth to soil properties. *Land Degradation & Development*, 13: 331-343.
- Mangan, SA, Schnitzer, SA, Herre, EA, Mack, KM, Valencia, MC, Sanchez, EI, y Bever, JD. (2010). Negative plant–soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, 466: 752.
- Martínez-García, LB, Richardson, SJ, Tylianakis, JM *et al.* (2015). Host identity is a dominant driver of mycorrhizal fungal community composition during ecosystem development. *New Phytologist*, 205: 1565-1576.

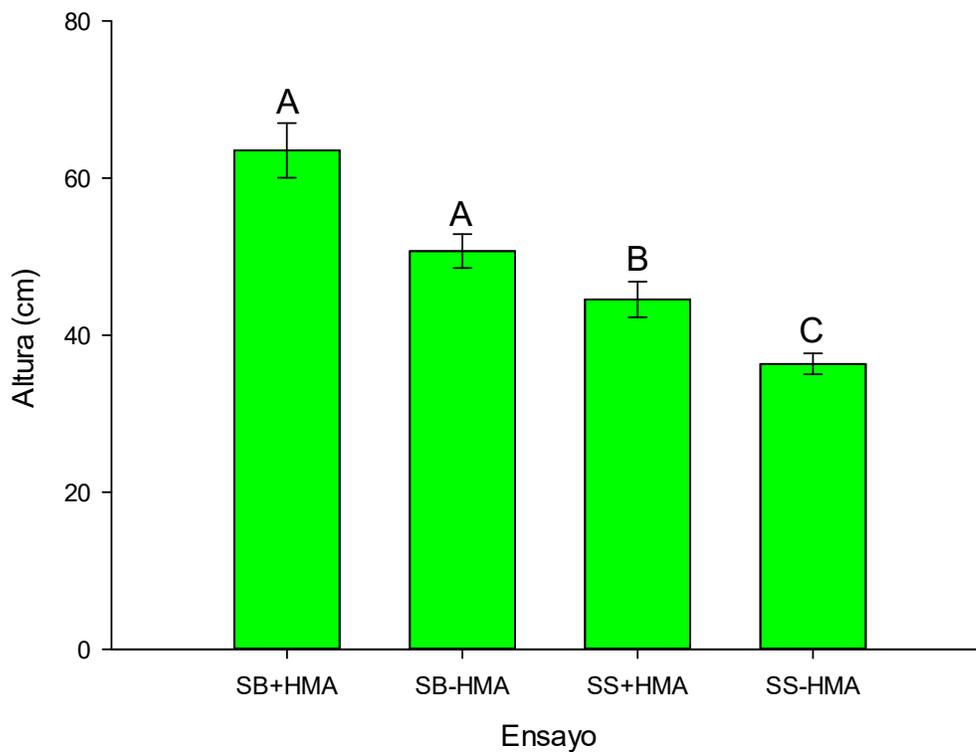
- Powers, J. S. y Marín-Spiotta, E. (2017). Ecosystem Processes and Biogeochemical Cycles in Secondary Tropical Forest Succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 497-519.
- Powers, J. S. y Pérez-Aviles, D. (2013). Edaphic Factors are a More Important Control on Surface Fine Roots than Stand Age in Secondary Tropical Dry Forests. *Biotropica*, 45: 1-9.
- R Development Core Team (2019). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Reich, P. B., Oleksyn, J. y Wright, I. J. (2009). Leaf phosphorus influences the photosynthesis–nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia*, 160: 207-212.
- Reyes, C. R., y Zamora, S. C. (1977). Estudio de una sabana de montaña localizada en las estribaciones de la Sierra Madre del Sur. *Ciencia Forestal*, 2, 36–64.
- Rillig, M. C. (2004). Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science*, 84: 355-363.
- Ruggiero, PGC, Batalha, MA, Pivello, VR y Meirelles, ST. (2002). Soil vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, southeastern Brazil. *Plant Ecology*, 160: 1-16.
- Russo, S. E., Davies, S. J., King, D. A., y Tan, S. (2005). Soil-related performance variation and distributions of tree species in a Bornean rain forest. *Journal of ecology*, 93: 879-889.
- SEMARNAT (2002) Norma Oficial Mexicana NOM-021-RECNAT-2000 que establece las especificaciones de fertilidad, salinidad y clasificación de suelos. Estudios, muestreo y análisis. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. DF.

- Siddique, I., Guimarães Vieira, I. C., Schmidt, S., Lamb, D., Reis Carvalho, C. J., de Oliveira Figueiredo, R., . . . Davidson, E. A. (2010). Nitrogen and phosphorus additions negatively affect tree species diversity in tropical forest regrowth trajectories. *Ecology*, 91: 2121-2131.
- Smith, S. E., y Smith, F. A. (2011). Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annual Review of Plant Biology*, 62, 227–250.
- Turner, B. L., Brenes-Arguedas, T., y Condit, R. (2018). Pervasive phosphorus limitation of tree species but not communities in tropical forests. *Nature*, 555: 367.
- van der Heijden, MG, Martin, FM, Selosse, MA, y Sanders, IR. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: The past, the present, and the future. *New Phytologist*, 205: 1406-1423.
- van der Sande, MT, Arets, EJ, Peña-Claros, M, Hoosbeek, MR, Cáceres-Siani, Y, van der Hout, P y Poorter, L. (2018). Soil fertility and species traits, but not diversity, drive productivity and biomass stocks in a Guyanese tropical rainforest. *Functional ecology*, 32: 461-474.
- Vandresen, J., Nishidate, F. R., Torezan, J. M. D. y Zangaro, W. (2007). Inoculação de fungos micorrízicos arbusculares e adubação na formação e pós-transplante de mudas de cinco espécies arbóreas nativas do sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 21(4), 753-765.
- Veiga, RS, Faccio, A, Genre, A, Pieterse, CM, Bonfante, P, y van der Heijden, MG. (2013). Arbuscular mycorrhizal fungi reduce growth and infect roots of the non-host plant *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell and Environment*, 36: 1926-1937.
- Wagg, C, Bender, SF, Widmer, F, y van der Heijden, MG. (2014). Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111: 5266-5270.

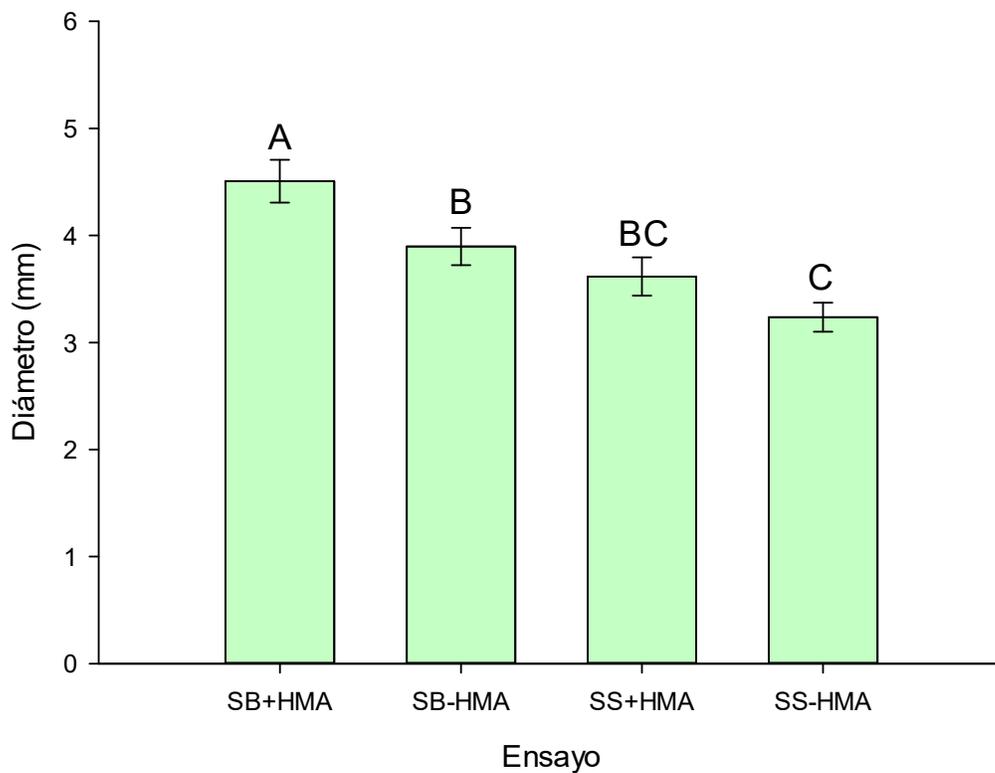
- Werden, L. K., Becknell, J. M. y Powers, J. S. (2018). Edaphic factors, successional status and functional traits drive habitat associations of trees in naturally regenerating tropical dry forests. *Functional Ecology*, 32: 2766-2776.
- Zangaro W, Ansanelo AP, Lescano LEAM, Alves RA *et al.* (2012). Infection intensity, spore density and inoculum potential of arbuscular mycorrhizal fungi decrease during secondary succession in tropical Brazilian ecosystems. *Journal of Tropical Ecology*, 28: 453-462.
- Zangaro, W., Assis, R. L., Motta, A. M., Rostirola, L. V., Souza, P. B., Gonçalves, M. C., ... & Nogueira, M. A. (2008). Arbuscular mycorrhizal association and fine root traits changes during succession in southern Brazil. *Mycorrhiza*, 19, 37-45.
- Zangaro, W., Bononi, V. L. R., y Trufen, S. B. (2000). Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal of tropical Ecology*, 16(4), 603-622.
- Zangaro W, Rostirola LV, de Souza PB, de Almeida Alves R *et al.* (2013). Root colonization and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in distinct successional stages from an Atlantic rainforest biome in southern Brazil. *Mycorrhiza*, 23: 221-233.
- Zangaro, W., Lescano, L. E. A. M., Matsuura, E. M., Rondina, A. B. L., y Nogueira, M. A. (2018). Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and exotic grasses differentially affect the establishment of seedlings of early-and late-successional woody species. *Applied Soil Ecology*, 124, 394-406.

**Cuadro 12.** Propiedades químicas de los suelos de bosque tropical y sabana (media y baja fertilidad). Los datos representan la media y la desviación estándar. Valores de  $p < 0.05$ , indican diferencias significativas entre los dos tipos de suelo según la prueba T-student.

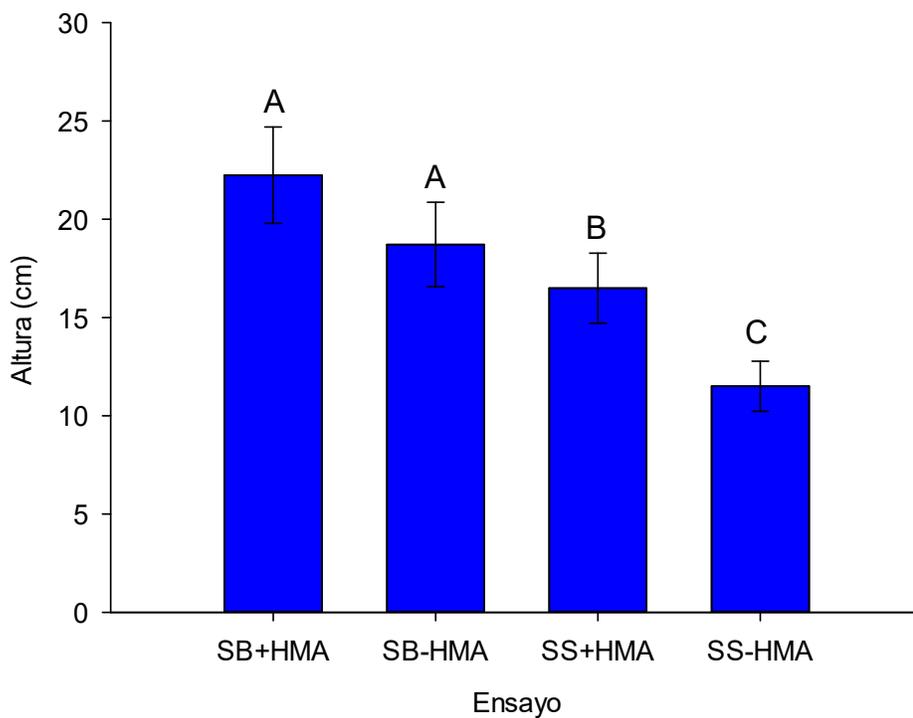
Propiedades de los suelos	Bosque tropical	Sabana	T-student	<i>P</i>
pH (agua)	5.01±0.19	5.97±0.62	-4.21	< 0.001
Materia orgánica del suelo (%)	157±34.54	74.62±30.23	5.08	< 0.001
Carbono Orgánico (%)	9.93±1.96	3.96±1.67	6.55	< 0.001
Nitrógeno inorgánico(mg Kg <sup>-1</sup> )	9.27±3.51	7.71±3.62	0.88	> 0.05
Fosforo disponible (mg Kg <sup>-1</sup> )	17.14±4.99	11.46±4.95	2.29	< 0.05
Conductividad eléctrica (dS m <sup>-1</sup> )	73.58±5.36	80.82±7.86	-2.15	< 0.05
Capacidad de intercambio catiónico (Cmol(+) Kg <sup>-1</sup> )	16.40±8.34	6.52±8.01	2.42	< 0.05
Magnesio (Cmol(+) Kg <sup>-1</sup> )	14.32±0.69	8.05±2.42	7.04	< 0.001
Calcio (Cmol(+) Kg <sup>-1</sup> )	5.76±1.14	2.30±0.97	6.55	< 0.001
Arcilla (%)	3.35±0.44	2.76±0.86	1.71	> 0.05
Limo (%)	1.48±0.77	1.20±0.70	0.76	> 0.05
Arena (%)	12.32±0.96	9.37±1.78	4.12	< 0.001



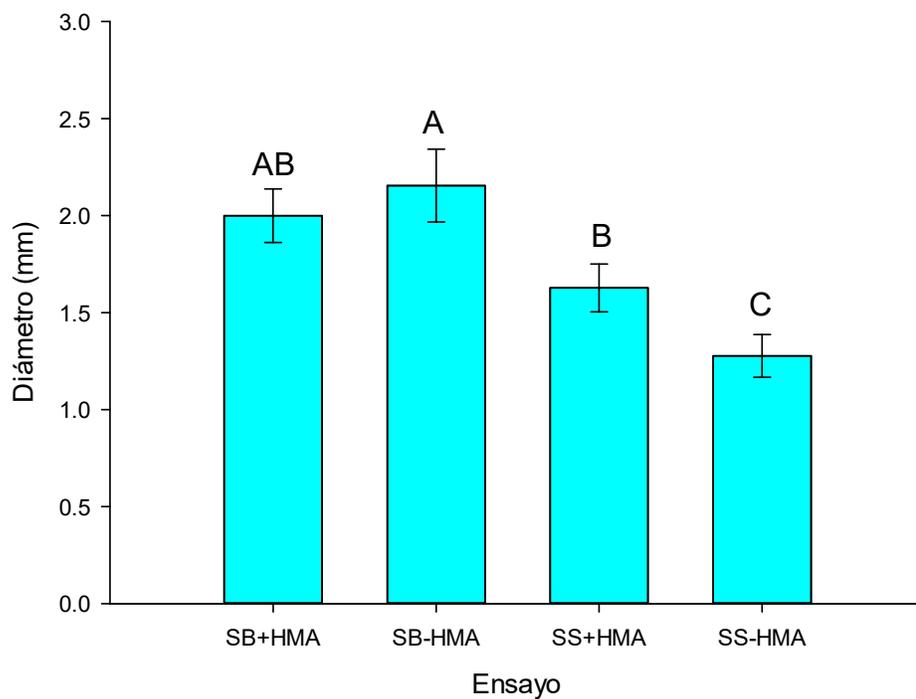
**Figura 14.** Respuesta en altura para *Heliocarpus appendiculatus* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar.



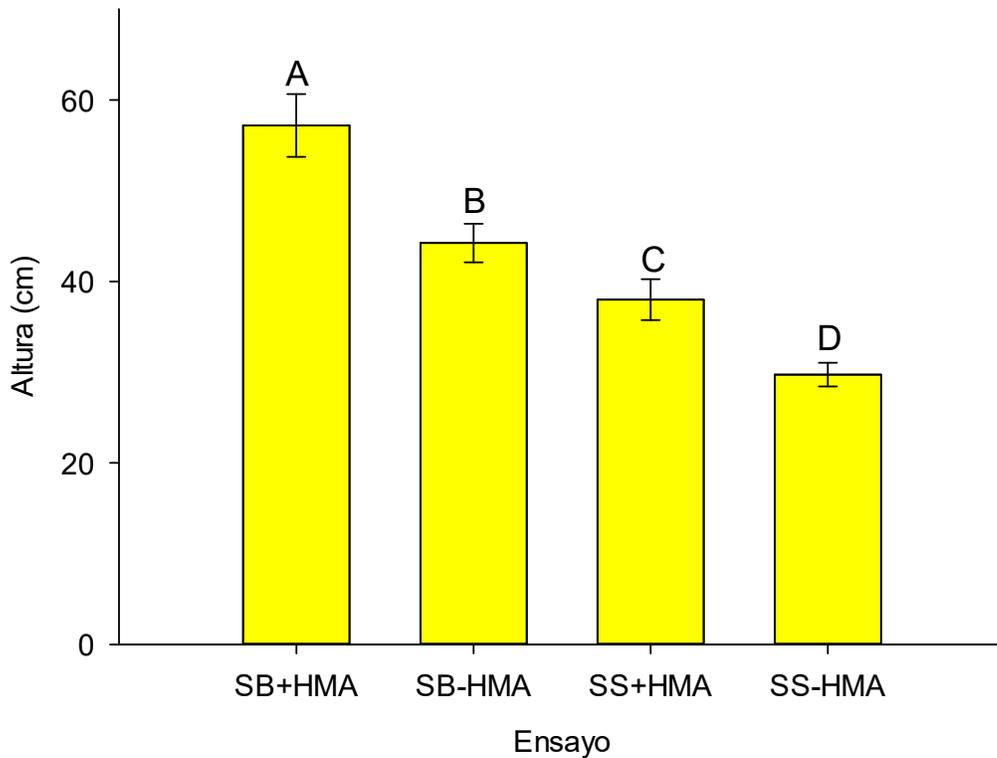
**Figura 15.** Respuesta en diámetro para *Heliocarpus appendiculatus* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar.



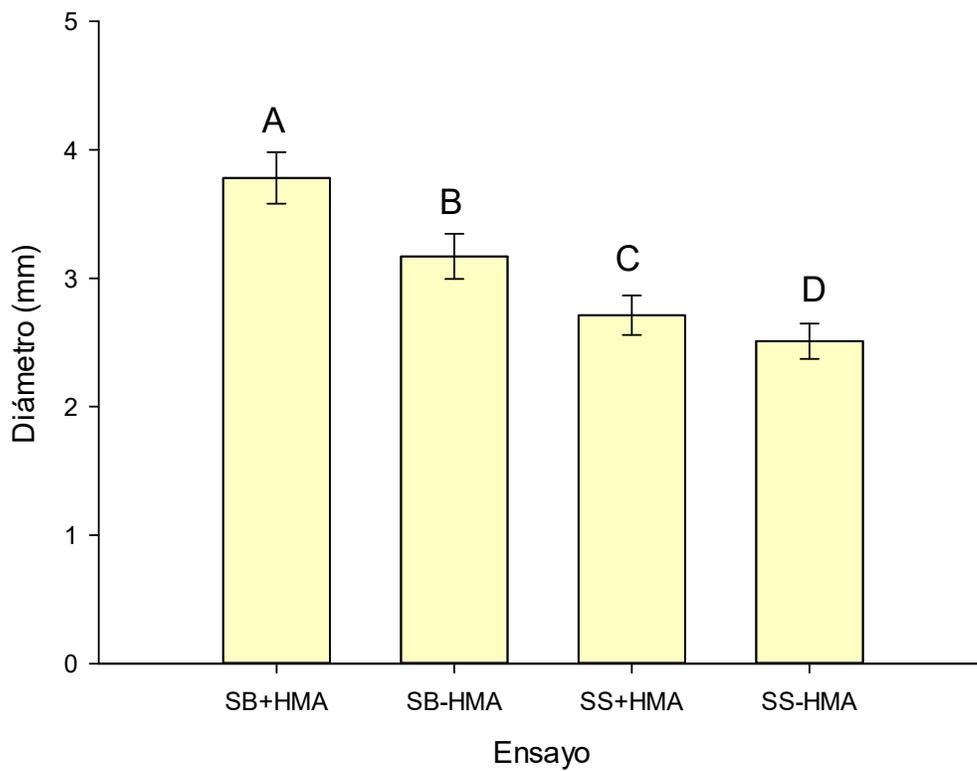
**Figura 16.** Respuesta en altura para *Cassia grandis* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar.



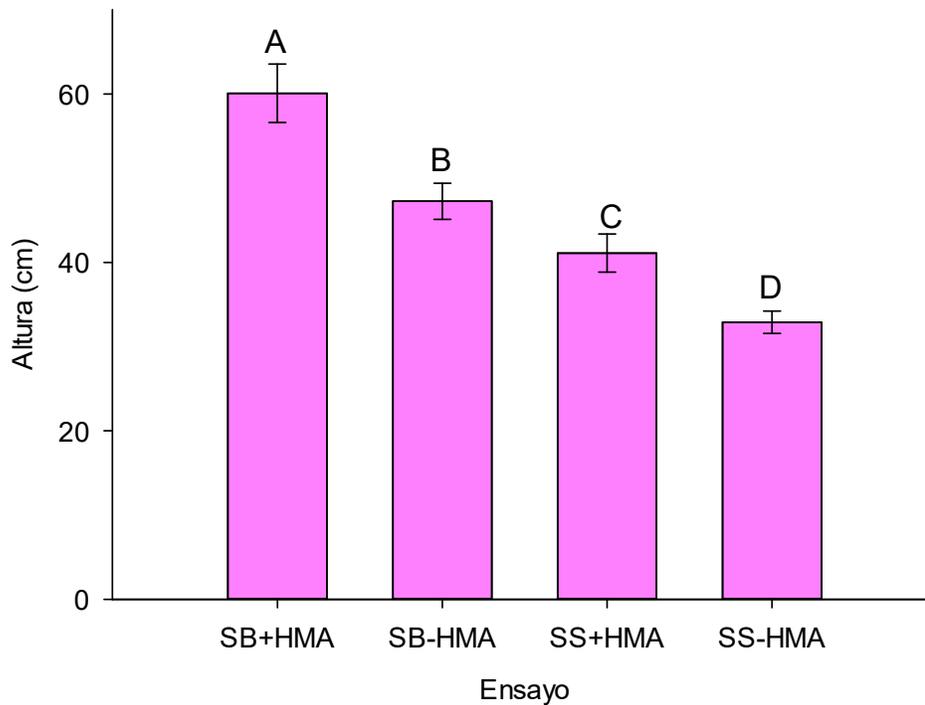
**Figura 17.** Respuesta en diámetro para *Cassia grandis* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar.



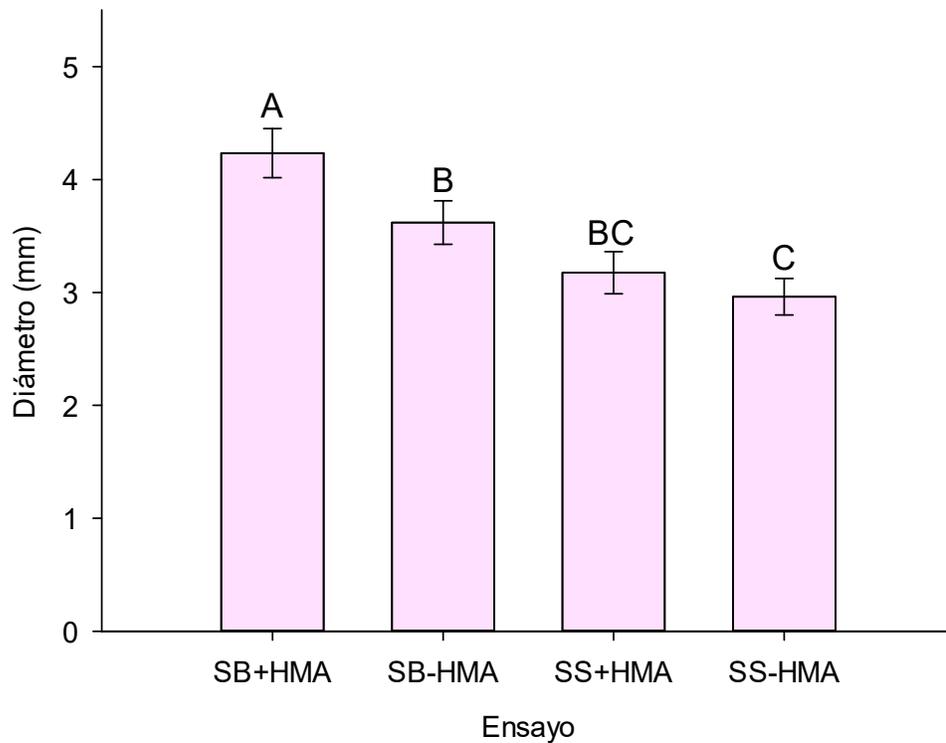
**Figura 18.** Respuesta en altura para *Enterolobium cyclocarpum* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar.



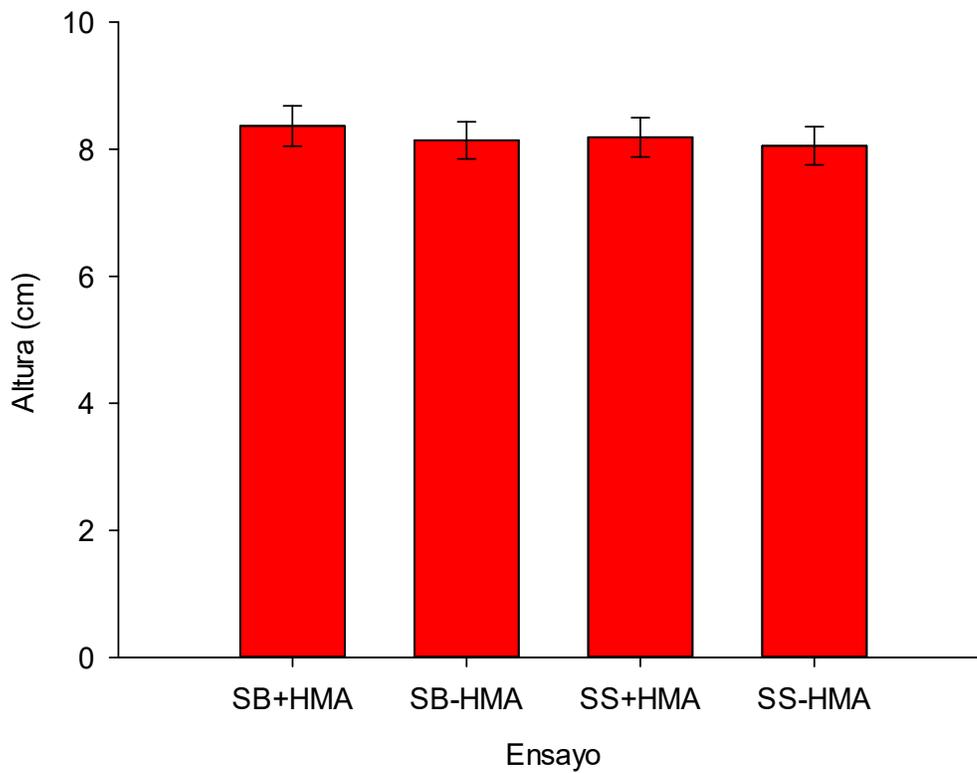
**Figura 19.** Respuesta en diámetro para *Enterolobium ciclocarpum* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar.



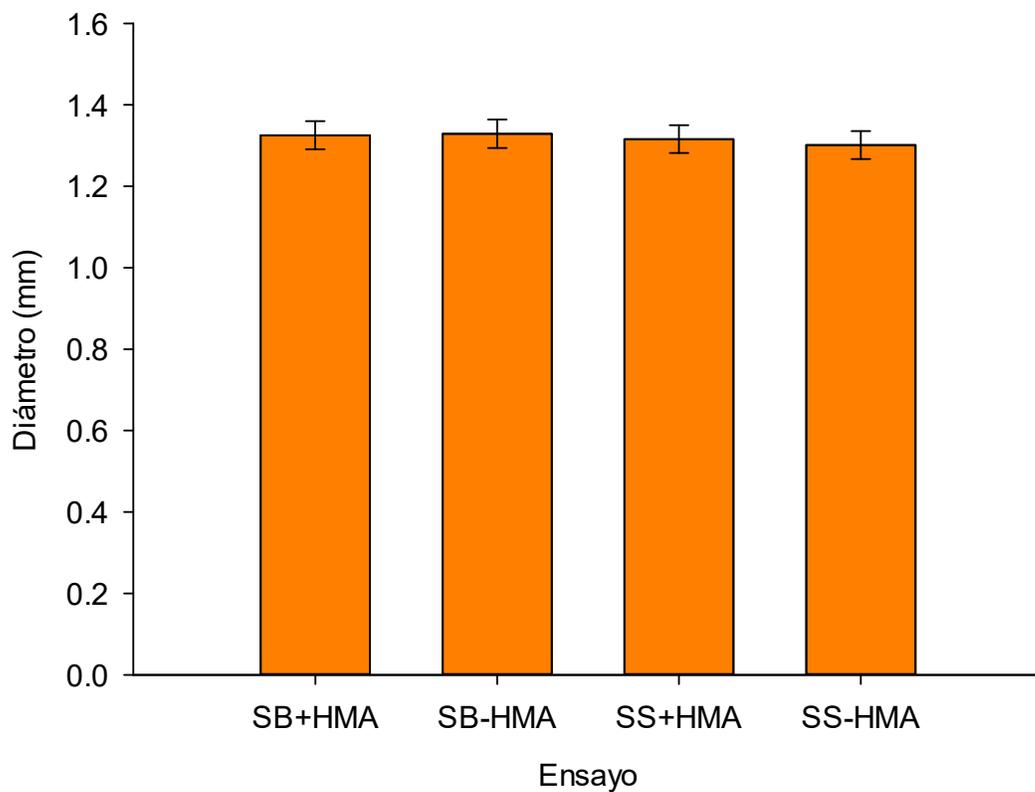
**Figura 20.** Respuesta en altura para *Cochlospermum vitifolium* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar.



**Figura 21.** Respuesta en diámetro para *Cochlospermum vitifolium* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras seguidas por la misma letra no difieren significativamente entre los tipos de vegetación. Las barras representan la desviación estándar.



**Figura 22.** Respuesta en altura para *Miconia argentea* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras representan la desviación estándar.



**Figura 23.** Respuesta en diámetro para *Miconia argentea* en suelos con fertilidad media e inoculados con hongos micorrízicos arbusculares (HMA) (SB+HMA), suelos con fertilidad media sin HMA (SB-HMA), suelos con fertilidad baja e inoculados con HMA (SS+HMA) y suelos con fertilidad baja sin HMA (SS-HMA). Las barras representan la desviación estándar.

## **CAPITULO VIII**

### **Conclusiones generales**

## Conclusiones generales

1. Las diferencias en diversidad de especies de HMA en ecosistemas contrastantes pueden estar mediadas por (1) el tipo de manejo, (2) las condiciones edáficas y (3) la posible interacción entre estos factores. Asimismo, los HMA son de vital importancia para la supervivencia y crecimiento de las especies de plántulas características de etapas sucesionales tempranas e intermedias, y podrían ser utilizados en proyectos de restauración ecológica.
2. Existen importantes diferencias en los niveles de fertilidad del suelo entre los ecosistemas analizados (bosque tropical, sabana, potreros y plantaciones de pino con y sin manejo [chapeo]), donde el bosque tropical mostró los valores más altos; en contraste, la sabana exhibió los niveles más bajos de fertilidad, mientras que los otros ecosistemas (potreros y plantaciones de pino con y sin manejo) mostraron valores intermedios entre estos dos ecosistemas.
3. El bosque tropical y la sabana albergaron una alta riqueza de especies de HMA (cada uno con especies distintivas), cabe mencionar que la presencia de *Glomus trufemii* en la sabana, es el segundo registro a nivel mundial; por lo tanto, los ecosistemas tropicales podrían representar importantes refugios de especies de HMA. Al actualizar el número de especies de HMA registradas para el estado de Oaxaca se concluye que es el estado con la mayor diversidad de especies de HMA en el país y alberga la mitad de las especies reportadas para México y reafirma su lugar como el estado mexicano más biodiverso. Sin embargo, también

exhibe la falta de estudios de diversidad de HMA. La mayoría de los estudios de carácter taxonómico han sido realizados en los Valles Centrales, por lo tanto, manifiesta la necesidad de continuar explorando el estado, particularmente en otras regiones, especialmente en ecosistemas naturales y plantas como las endémicas, que han sido poco estudiados.

4. La diversidad (riqueza de especies), densidad de esporas y colonización de raíces (%), también exhibieron diferencias entre el bosque tropical y la sabana, dichas diferencias pueden deberse a las prácticas de manejo, tipos de vegetación, especies hospederas y a los niveles de fertilidad del suelo. La densidad de esporas parece aumentar significativamente con un incremento en el pH del suelo, arena, arcilla y el carbono orgánico, y parece disminuir a medida que aumentan los niveles de intercambio catiónico, nitrógeno inorgánico, fosforo disponible, calcio y conductividad eléctrica. La riqueza de especies de HMA parece aumentar con niveles bajos de fosforo disponible, y disminuye a medida que aumentan los niveles de intercambio catiónico, nitrógeno inorgánico y arena.
  
5. La diversidad, densidad de esporas de HMA y colonización de raíces se asociaron con variables edáficas, sin mostrar patrones generales. Por ejemplo; en los potreros de *Brachiaria brizantha* la densidad de esporas de HMA, pero no la riqueza de especies de HMA, tiende a disminuir con el magnesio y la salinidad total, y parece aumentar con niveles bajos de nitrógeno inorgánico. Sin embargo, las especies en bosque tropical y la sabana tienden a prevalecer en sitios con bajas concentraciones de nitrógeno inorgánico, fosforo disponible y valores altos de intercambio catiónico, arcilla y arena. Por el contrario, la baja

abundancia de especies en las dos plantaciones de pino parece estar asociada con niveles bajos de magnesio y calcio observados en ambas plantaciones.

6. El crecimiento de las diferentes especies de plántulas características de etapas sucesionales iniciales e intermedias, se vio influenciado por un efecto combinado entre el tipo de suelo y la inoculación con HMA; es decir, en los suelos con niveles intermedios de fertilidad (suelos de bosque tropical) con inoculación de HMA se observó el mayor crecimiento en altura y diámetro de todas las especies de plantas; por el contrario, el menor crecimiento se observó en el tratamiento que incluyó suelos con baja fertilidad sin inoculación de HMA. Sin embargo, el efecto del suelo y la inoculación de HMA fueron más notorios en las especies características de etapas sucesionales iniciales, por lo tanto las características y requerimientos de nutrientes de las especies también podrían ser importantes en la interacción planta-microorganismo; asimismo, se sugiere que la inoculación de plántulas con HMA debería ser utilizada como una herramienta en proyectos de restauración ecológica.

