

Impacto del cambio de uso del suelo en el potencial de inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares en una selva húmeda en Los Tuxtlas, Veracruz

Impact of land use change on the inoculum potential of the arbuscular mycorrhizal fungi in a tropical rain forest at Los Tuxtlas, Veracruz

Irma Cervantes, Irene Sánchez-Gallen, Javier Álvarez-Sánchez

Laboratorio Ecología del Suelo, Depto. Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior s/n, Cd. Universitaria. Alcaldía Coyoacán. 04510 Cd. de México, México.

RESUMEN

Antecedentes: Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) pueden establecer una asociación mutualista hongo-planta, sin embargo, dada la complementariedad funcional es de esperarse que si el ambiente donde se desarrollan es alterado, también ellos cambiarán, lo cual se verá reflejado en su capacidad para formar la interacción. Esto puede ser evaluado a través del potencial de inóculo.

Objetivo: Estimar el número de propágulos de HMA en cuatro usos de suelo en Los Tuxtlas, Veracruz, para las temporadas de secas y lluvias.

Métodos: Por temporada, se colectó suelo y se aplicó el método del número más probable y se determinó el porcentaje de colonización micorrícica.

Resultados y conclusiones: El porcentaje de colonización total fue mayor en secas (16.2 ± 1.4) y en el potrero (24.59 ± 3.50). El número de propágulos siguió el siguiente orden: potrero > acahual > selva > cultivo. El potrero alcanzó el mayor número de propágulos tanto en lluvias como secas, mientras que el cultivo tuvo los menores valores. Las técnicas agrícolas tienen un efecto muy negativo en la capacidad de los HMA para establecer la relación mutualista y los potreros con el mayor número de propágulos pueden ser un reservorio de los HMA.

Palabras clave: acahual, cultivo, potrero, selva, número más probable

ABSTRACT

Background: Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) can form a mutualistic fungus-plant association, however, given the functional complementarity it is expected that if the environment where they grow is altered, these fungi will also change, as well as their capability to establish the interaction. This can be evaluated through the inoculum potential.

Objective: Our objective was to estimate the number of AMF propagules in four land uses in Los Tuxtlas, Veracruz, for dry and rainy seasons.

Methods: In each season, soil was collected, and the most probable number method was applied and the percentage of total mycorrhizal colonization was estimated.

Results and conclusions: The total colonization percentage was higher in dry (16.2 ± 1.4) and in the paddock soil (24.59 ± 3.50). Land uses ordered following the number of propagules, remained the same, regardless of the season, paddock > secondary forest > primary forest > maize crop. In both seasons, the paddock soil had the highest number of propagules, while the agricultural management had the lowest values. Agricultural techniques have a very negative effect on the AMF to form the mutualistic association and paddock may be a reservoir of AMF propagules.

Keywords: paddock land, maize crop, secondary forest, tropical rain forest, most probable number

ARTICLE HISTORY

Received 15 July 2020 / Accepted 08 December 2020

Published on line: 02 March 2021

CORRESPONDING AUTHOR

✉ Irene Sánchez-Gallen, irene_sgallen@ciencias.unam.mx

ORCID: 0000-0002-0227-0704

INTRODUCCIÓN

La micorriza arbuscular (MA) es una asociación en la que participan los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) y las raíces de un sin número de plantas (Smith y Read, 1997), la MA se caracteriza por el intercambio bidireccional de nutrientes planta-hongo, donde ambos obtienen más beneficios que costos, por ello se le ha descrito como una relación mutualista en términos ecológicos (Johnson *et al.*, 1997). Entre el 4 y 20 % de los carbohidratos producidos en la fotosíntesis son transferidos de la planta al hongo (Smith y Read, 1997; Janos, 2007), de esta forma, el hongo es capaz de desarrollar colonización adentro de la corteza de la raíz y una red micelial por fuera de la raíz que puede aumentar de 10 a 1,000 veces el área de absorción de la planta, asegurando la captura de agua y nutrientes minerales del suelo como fosfatos y otros nutrientes para la planta (Das y Varma, 2009).

El medio por el cual los HMA establecen esta relación mutualista con las plantas, es mediante propágulos infectivos, los cuales pueden ser hifas, arbuscúlos y vesículas que se encuentran dentro de las células corticales de las raíces de la planta (Abbott y Robson, 1991), esporas latentes y micelio extrarradical activo en el suelo (Schalamuk y Cabello, 2010). La capacidad que tienen los propágulos del suelo para establecer la relación mutualista con las raíces de la planta en un sitio dado, se define como potencial de inóculo (PI) (Brundrett y Abbott, 1995). El PI se ve afectado por la identidad de los hongos, el número relativo de propágulos que haya en el suelo, su capacidad de desarrollar la colonización con las plantas del sitio, así como la identidad de las plantas hospederas (Janos, 1980; Abbott *et al.*, 1995), todos estos atributos están relacionados con la complementariedad funcional de dichos hongos con las plantas con las que interactúan, de tal forma que las concentraciones de carbono y nutrientes intercambiadas pueden diferir entre especies vegetales y fúngicas dependiendo de la identidad de ambos interactuantes (Kiers *et al.*, 2000; Klironomos y Hart, 2002; van der Heijden y Sanders, 2002), aunque este intercambio también depende de las condiciones ambientales en donde crecen (van Aarle *et al.*, 2002).

La formación de MA en una especie vegetal depende del número relativo de propágulos infectivos (Abbott y Robson, 1991) y éstos a su vez se reflejarán en el porcentaje de colonización radical por HMA, encon-

trándose, en ocasiones, una relación directamente proporcional entre ellos (Carling *et al.* 1979; Sieverding, 1990; Jaramillo *et al.*, 2004; Guadarrama *et al.*, 2008; Dos Santos *et al.*, 2017).

En el caso de muchas de las selvas húmedas, que han sido constantemente deforestadas con el fin de establecer diferentes tipos de uso de suelo, como potreros y cultivos, se ignoran las repercusiones que puede tener este manejo sobre el PI, pero el cambio de la composición vegetal junto con alteraciones en las características físicas y químicas del suelo asociadas al manejo que se le dé y la influencia de la temporada, son de tal magnitud que pueden repercutir en cambios en la composición de la comunidad de HMA (Picone, 2000; Pendergast *et al.*, 2013; Maciel *et al.*, 2020) y eso, a su vez, reflejarse en el PI de acuerdo al uso de suelo del que proceda el suelo a evaluar.

La importancia de reconocer que el número de propágulos viables de un suelo está relacionado con su uso actual, es fundamental para promover programas adecuados para la aplicación de los HMA en agricultura, horticultura, silvicultura, manejo de bosques y restauración de regiones degradadas (Korb *et al.*, 2003; Siddiqui y Pichtel, 2008; Turrini *et al.*, 2017; Koziol *et al.*, 2018) y con la "salud" del ecosistema (Guadarrama *et al.*, 2014), en especial en ambientes tan biodiversos, heterogéneos y degradados como las selvas mexicanas.

La estimación del PI no es precisa y se ha comprobado que si bien es cierto que el número de esporas refleja la abundancia relativa de múltiples poblaciones de HMA (Dodd *et al.*, 1990; Johnson *et al.*, 1991), ésta no se correlaciona con el número de propágulos infectivos (Abbott y Robson, 1991; Dos Santos *et al.*, 2017), ni con el porcentaje de colonización (Johnson *et al.*, 1991).

El método más utilizado para estimar el PI es el número más probable (NMP) de propágulos infectivos (Porter, 1979; Abbott y Robson, 1981; Jaramillo *et al.*, 2004). Este método consiste en hacer diluciones 4^0 a 4^8 o con diluciones graduales de 0-100 % del suelo a probar, con réplicas, colocando plantas trampa micotróficas en invernadero, tales como trébol (*Trifolium subterraneum* L.), maíz (*Zea mays* L.), cebolla (*Allium cepa* L.) o sorgo (*Sorghum vulgare* Pers.) entre otras, y después de varias semanas de desarrollo de las plantas se hace la cosecha de raíces (Porter, 1979; Fischer *et al.*, 1994; Guadarrama *et al.*, 2014).

El NMP permite detectar simultáneamente un número de propágulos infectivos, ya sean esporas viables

y/o fragmentos de raíces infectadas o micelio y es un método apropiado para hacer comparaciones entre sistemas con diferentes usos de suelo si los ensayos se establecen de forma simultánea (Porter, 1979; Bagyaraj y Stürmer, 2012).

Ante las repercusiones que un cambio de uso de suelo puede tener sobre la comunidad de HMA y su potencialidad para promover la colonización el objetivo de este trabajo fue estimar el potencial de inóculo de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) en diferentes usos de suelo en la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en los terrenos de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, ubicada en la vertiente sureste del Golfo de México entre las coordenadas 95° 04' a 95° 09' longitud oeste y 18° 34' a 18° 36' latitud norte (Guevara et al., 2004). Abarca una superficie total de 155 067 ha. La vegetación predominante correspondía a una selva alta perennifolia que actualmente ha sido modificada por diferentes usos de suelo afectando gran parte de su extensión (von Thaden et al., 2020). Predomina el clima cálido-húmedo, con temperaturas medias anuales de 20 °C y con mínimas de 18 °C; con estacionalidad marcada, donde la temporada de secas corresponde de marzo a mayo con precipitación total promedio anual de 112 ± 11.7 mm y para la temporada de lluvias de junio a febrero 486 ± 87.0 mm. Se considera como una de las regiones con mayor precipitación del país, donde la precipitación total media anual es de 4 500 mm (Soto, 2004).

Colecta de suelo

Se seleccionaron cuatro usos de suelo: selva, acahual (bosque secundario), potrero y cultivo (maíz) y se muestrearon en las temporadas de secas (abril 2015) y lluvias (agosto 2015). En ambas temporadas se realizó la misma técnica de muestreo (Figura 1).

Los sitios de selva se ubicaron dentro de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas bajo el cuidado de la Universidad Nacional Autónoma de México, hasta la fecha no hay reportes de que hayan tenido algún tipo de manejo. Los demás usos de suelo fueron establecidos después de entrevistar a diferentes dueños habitantes del pueblo de Balzapote. Todos los sitios de vegetación secundaria o acahuales que se seleccio-

naron fueron previamente usados como potreros antes del abandono, no fue posible ubicar acahuales con las mismas edades de abandono, los sitios de acahual se establecieron por sus tiempos de abandono, 5, 18, 24, 27 y 50 años al momento del muestreo. Por otro lado, la mayoría de los cultivos tenían varios años de ser usados para cultivo de maíz y todos los sitios de potrero tenían más de 20 años con ese fin sin ningún uso alternativo, con dominancia de especies de gramíneas locales como *Paspalum conjugatum* P.J. Bergius y *Axonopus compressus* (Sw.) P.Beauv. (Guevara et al., 1997), pero actualmente empieza a haber una fuerte dominancia del llamado pasto "insurgente" (*Bracharia brizantha* (Hochst. Ex A. Rich.) Stapf) (Obs. Pers.).

Cada uso de suelo estuvo representado por cinco sitios, y para cada sitio se trazó un cuadro de 30 × 35 m (0.1 ha) en donde se ubicaron cinco puntos obtenidos al azar, se retiró materia orgánica y vegetación establecida de cada uno y se extrajo el suelo con un nucleador de 12 cm de diámetro y 21 cm de alto, teniendo un total de 25 puntos por cada uso de suelo y 100 puntos en total muestreados por temporada. Todas las muestras fueron secadas a temperatura ambiente, para posteriormente ser pasadas por un tamiz con apertura de 2 mm. De la muestra de cada punto se tomaron 100 g, luego se juntaron todos los 100 g correspondientes a un mismo uso de suelo por cada temporada y se homogeneizaron, con el fin de tener muestras compuestas de 2 500 g por cada uso de suelo y se guardó para posteriormente usarlo en la estimación del número más probable.

Trabajo de invernadero y potencial de inóculo

Para estimar el número más probable (NMP) de propágulos infectivos para ambas temporadas se utilizó el método de Porter (1979) el cual consiste en el montaje de un bioensayo bajo condiciones de invernadero, para ello se debe registrar la colonización primaria de los HMA (Porter 1979), la cual se alcanza aproximadamente en las primeras seis semanas de crecimiento, siempre y cuando la planta trampa sea el sorgo (José Ramos, Com. Pers.).

Para el montaje del método del NMP, primero se esterilizó una mezcla de arena sílica (grosor 20-30 y grano fino, v 1:1) en un autoclave sin presión por una hora a 90°C, repitiendo el procedimiento a las mismas muestras dos veces más con 24 horas de reposo entre esterilizaciones; a la par se germinaron un total de 500 se-

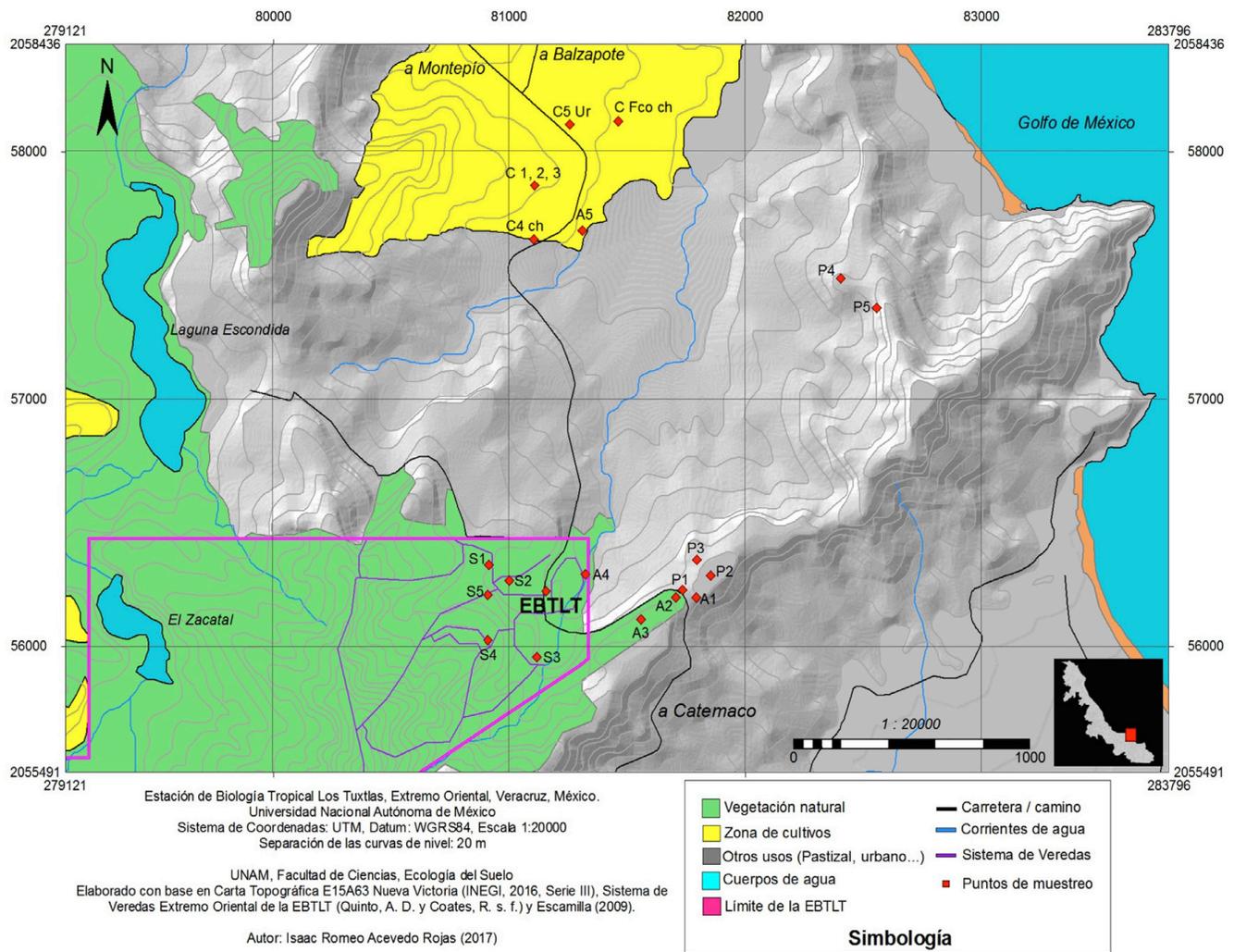


Figura 1. Ubicación de los puntos de muestreo en la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Veracruz. S = selva. A = acahual (vegetación secundaria). P = potrero. C = cultivo. EBTLT = Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.

millas de sorgo (*Sorghum* sp.) en charolas de plástico con tapa y con algodón humedecido. Se recomienda usar una leguminosa o gramínea (Sieverding, 1983), en este caso se trabajó con el sorgo por ser una planta micorrizal usada en otros bioensayos semejantes (Guadarrama et al., 2008).

Una vez teniendo la arena esterilizada, el suelo homogeneizado y las plántulas de sorgo con una talla aproximada de 5 cm de alto, se prepararon las diluciones. Se usaron vasos de cartón de 250 mL como macetas. En cada vaso se colocaron 200 g de la arena estéril, luego 50 g del suelo a evaluar y al final, se adicionaron 50 g de la mezcla de arena para proteger el suelo de cualquier contaminación, antes de colocar esta última capa de arena, se sembraron cuidadosamente dos plántulas de sorgo para asegurar que una sobreviviera, pasadas dos semanas en las macetas se retiró

la plántula extra. El suelo para evaluar consistió en una mezcla de suelo y arena, a diferentes concentraciones, de tal forma que la dilución 0 fue el suelo tal cual fue extraído del campo, seco y tamizado sin arena, la dilución 1 es resultado de mezclar suelo de la dilución 0 y arena en una proporción 1:3, respectivamente. La dilución 2, resulta de homogeneizar suelo de la dilución 1 con arena estéril, en una proporción 1:3, y así sucesivamente hasta llegar a la dilución 9. De esta forma, la relación que se establece entre cada dilución es 4^n . En total se obtuvieron 50 macetas por cada uso de suelo por temporada. Las plantas fueron regadas cada tercer día con agua de garrafón y al inicio y a la mitad del experimento se regaron con solución nutritiva de Hoagland con baja concentración de fósforo ($\text{NH}_4\text{H}_2(\text{PO}_4)$ 0.09 mg l⁻¹) con el fin de asegurar que la falta de suelo no afectara el desarrollo de las plantas. Asimismo,

se prepararon 10 vasos extras con el suelo sin diluir y plántulas de sorgo, con el fin de revisar si la colonización primaria había o no ocurrido hacia los 30 días de iniciado el experimento, en esta fecha se colectaron raíces de dos vasos y no se encontró colonización por lo que se esperó otras dos semanas más, momento en el que se encontró colonización y se cosechó todo el experimento (Ramos-Zapata et al., 2008).

Tinción de raíces y observación de colonización

Pasadas las seis semanas se colectaron todas las plantas, sus raíces fueron lavadas y teñidas siguiendo la técnica de Phillips y Hayman (1970) con azul de tripano. Posteriormente, se realizaron preparaciones fijas de las raíces teñidas con alcohol polivinílico, por cada portaobjetos se colocaron de 25 a 30 segmentos de raíces. Dichas preparaciones fueron observadas a microscopio óptico a 20X, contabilizando la presencia o ausencia de colonización por HMA en cada campo observado que variaron según la preparación pero fluctuaron entre 70 y 90 campos observados (McGonigle y Miller, 2000).

Obtención y análisis de datos

Se estimó el porcentaje de colonización fúngica total por preparación a través de la proporción del total de campos con presencia de estructuras fúngicas entre el total de campos observados y luego fue multiplicada por 100.

Se utilizó el programa Dilution para estimar y comparar el número de propágulos de cada uso de suelo por temporada a través de la máxima verosimilitud con 1000 iteraciones, donde cualquier solapamiento de las curvas por arriba del 15 % de verosimilitud indica que no difieren significativamente (Spratt, 2000; Ramos-Zapata et al., 2011), el supuesto principal de este programa es que conforme el suelo está más diluido se registrará menor número de réplicas con colonización. Se comprobó que los datos de colonización cumplirían con los supuestos del análisis de varianza, para ello se aplicaron las pruebas de normalidad (Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianzas (Bartlett); el supuesto de normalidad de los residuales no se cumplió, por lo que los datos fueron transformados con el arcoseno de la raíz cuadrada de cada dato, con ésta los residuales sí fueron normales. A los datos transformados se aplicó un análisis de varianza de dos vías para determinar si el uso del suelo (selva, cultivo, potrero y acahual) y

la temporada (lluvias y secas) tenían un efecto significativo sobre el porcentaje de colonización fúngica y evaluar si la interacción de ambos factores fue significativa, para ello utilizamos el programa Statistica 6.0 (Statsoft Inc., 2000).

RESULTADOS

Porcentaje de colonización total

El mayor porcentaje de colonización total promedio correspondió a la temporada de secas ($16.2 \pm 1.4 \%$), siendo diferente significativamente del de lluvias ($12.4 \pm 2.9 \%$) ($F_{(1,32)} = 6.61$, $p < 0.05$). Se encontraron diferencias significativas entre usos de suelo ($F_{(3,32)} = 11.48$, $p < 0.05$) donde el potrero presentó el mayor porcentaje de colonización ($24.59 \pm 3.50 \%$) y difirió significativamente del acahual ($13.17 \pm 1.62 \%$), del cultivo ($10.49 \pm 3.21 \%$) y de la selva ($8.90 \pm 2.06 \%$).

La interacción de ambos factores, uso de suelo y temporada, fue significativa ($F_{(3,32)} = 9.42$, $p < 0.05$). En este caso, el potrero en la temporada de lluvias tuvo el porcentaje de colonización total promedio mayor ($30.40 \pm 5.67 \%$) se diferenció significativamente del cultivo en lluvias que presentó el menor valor de todos (1.36 ± 0.44). Los otros grupos quedaron intermedios entre ellos (Figura 2).

Estimación del NMP

En ambas temporadas el orden que presentaron los usos de suelo, de acuerdo al número de propágulos, se mantuvo, potrero > acahual > selva > cultivo. En la temporada de lluvias se formaron tres grupos, conformados, uno por el potrero, con el máximo número de propágulos (46 435 en 50 g de suelo), el segundo por el acahual (4 394 en 50 g de suelo) y la selva (3 448 en 50 g de suelo) y en el tercer grupo se encontró el cultivo con el menor número de propágulos (95 en 50 g de suelo) (Figura 3). Para la temporada de secas igual se mantienen tres grupos, primero el potrero y el acahual con los mayores valores (21 912 propágulos en 50 g de suelo y 6 237 en 50 g de suelo, respectivamente), luego la selva (745 en 50 g de suelo) y el tercero corresponde al cultivo (17 en 50 g de suelo) (Figura 3).

DISCUSIÓN

El porcentaje de colonización presentó diferencias significativas tanto entre temporadas como usos de suelo.

La temporada de secas tuvo los valores más altos, lo que puede deberse a la alta producción de esporas durante esta temporada, independientemente del uso de suelo, que se ha reportado en otros estudios (Love-lock et al., 2003), de tal forma que las esporas latentes en el suelo podrían representar la principal fuente de inóculo en el bioensayo, mientras que las raíces colonizadas y la producción de micelio podrían estar más relacionadas con la temporada de lluvias como propágulo de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). Tanto la selva como el acahual fueron los usos de suelo que tuvieron los menores porcentajes de colonización total en promedio, sin importar las temporadas. Esto puede deberse a dos factores, por un lado, las especies de hongos que se encontraban en los sitios al momento del muestreo del suelo probablemente son poco complementarias al sorgo, especie que se usó para el experimento (Kiers et al., 2000; Klironomos y Hart, 2002). Por otro lado, las especies fúngicas que se desarrollan con la vegetación original, ya sea primaria o secundaria, son especies que generan una menor colonización dado que han evolucionado en un ambiente pobre en carbono debido a la umbría del ambiente y son menos demandantes del carbono a diferencia de aquellas que han evolucionado en ambientes con especies vegetales demandantes de luz cuya producción de carbono tiende a ser elevada (Zangaro et al., 2012) y, por ello, el desarrollo del micelio dentro de la raíz es mucho más lento.

De los usos de suelo analizados, el potrero tuvo el mayor número de propágulos infectivos, sin importar la temporada del muestreo, resultados similares han sido previamente reportados (Fischer et al., 1994). El potencial de inóculo está fuertemente relacionado con la identidad de las especies vegetales y el número y diversidad de propágulos que tenga (Janos, 1980), así como de la identidad de los hongos asociados a la fuente de inóculo (Kiers et al., 2000), ya que dependiendo de los géneros se han considerado diferentes características asociadas a la capacidad de colonizar plantas ante la tolerancia al disturbio; por ejemplo, *Gigaspora* y *Scutellospora* son exitosas principalmente mediante esporas, mientras que *Glomus* y *Acaulospora* mediante esporas, fragmentos de raíz e hifas (Klironomos y Hart, 2002).

Lo anterior implica que el potencial observado en invernadero es una primera aproximación a los procesos de selección de las especies fúngicas, dependiendo de los cambios ambientales relacionados con el uso de suelo respectivo, por ello probablemente tanto el suelo proveniente de selva como de acahual presenten valores menores al potrero dado que la afinidad ecológica de las especies fúngicas creciendo ahí es menor hacia el sorgo que con especies nativas de la selva. El potencial de inóculo de los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) creciendo en el potrero, puede estar relacionado con el desarrollo de la familia Poaceae en los potreros, muchas de las espe-

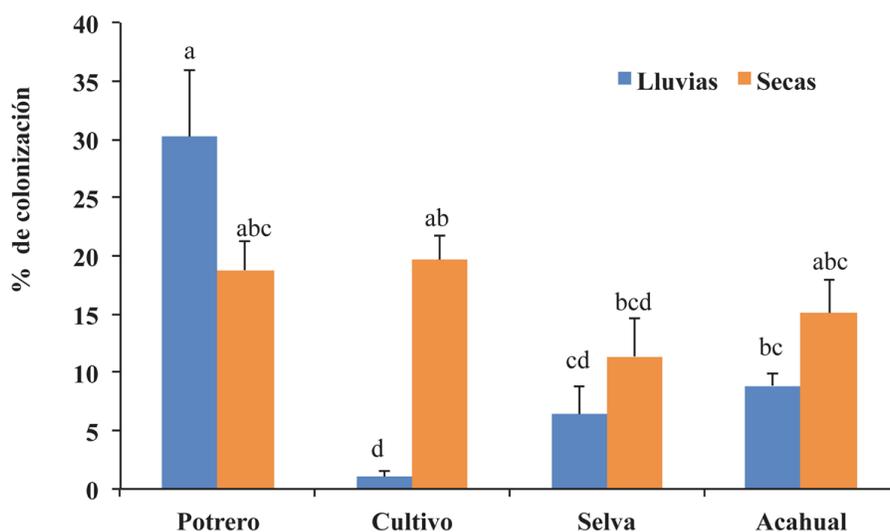


Figura 2. Efecto de la interacción de la temporada x uso de suelo sobre el porcentaje de colonización total promedio (± 1 E.E.). Letras distintas señalan diferencias estadísticas significativas.

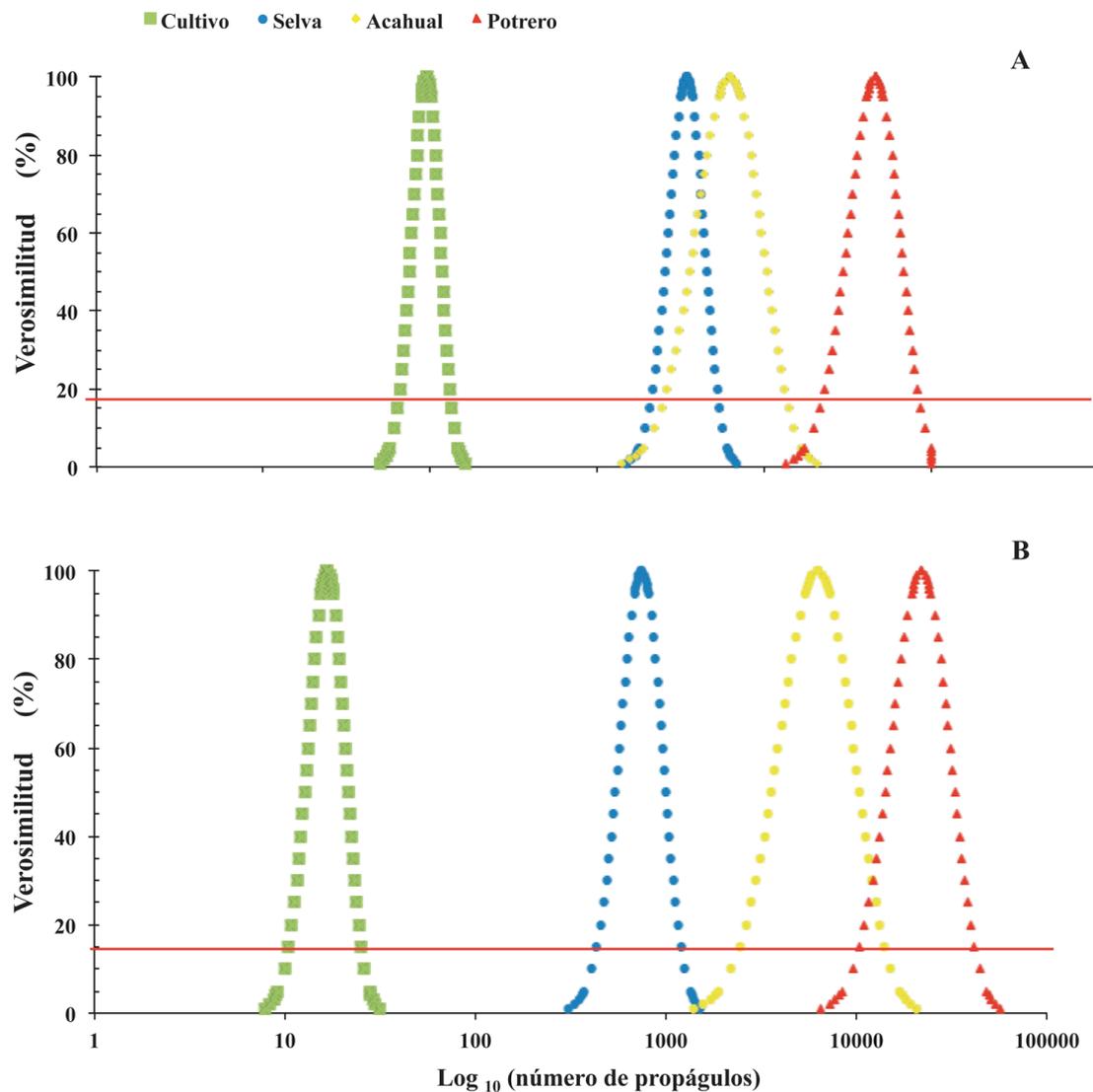


Figura 3. Verosimilitud (%) en función del número de propágulos (\log_{10}) en cada temporada por uso de suelo estudiado (cultivo, selva, acahual y potrero). A. Temporada de lluvias. B. Temporada de secas. La línea roja señala el límite mínimo, a partir del cual cualquier sobrelapamiento de las curvas indica que no hay diferencias estadísticas significativas entre los conjuntos de datos.

cies vegetales de esta familia se han reportado como fuertemente micotróficas (Guadarrama *et al.*, 2014) y, por lo mismo, esto se refleja en un alto potencial de inóculo en una especie vegetal de la misma familia, como es el sorgo que usamos de planta trampa. De esta forma, es muy probable que el potencial de inóculo detectado en los potreros provenga de hongos complementarios a pastos. Sin embargo, no se debe dejar de lado que los dueños de los potreros de la zona de estudio usan muy pocos insumos para el mantenimiento de los mismos y practican una ganadería muy extensiva con pocas cabezas de ganado

por hectárea (von Thaden *et al.*, 2020), lo que puede reducir el proceso de compactación del suelo que ocurre mucho en los suelos de pastoreo de ganado vacuno (Martínez-Trinidad *et al.*, 2008; Valdivieso-Pérez *et al.*, 2012) y esto puede estar favoreciendo que los potreros funcionen como reservorios funcionales de los HMA.

Las diferencias en cuanto a número de propágulos por uso de suelo también pueden estar relacionadas con el hecho de que en suelos tropicales se ha encontrado mayor potencial de inóculo donde comienza la sucesión que en el bosque maduro de una selva húmeda

(Zangaro et al., 2000). Estos datos coinciden con los que se obtuvieron en este estudio, donde se encontró mayor número de propágulos en suelo de acahual y menor número en suelo de selva. Esto está relacionado con las características de historia de vida de las plantas, dado que aquellas especies vegetales que crecen en el bosque maduro tienden a ser facultativas con los HMA, su translocación de carbono y sostenimiento de la relación es muy pobre, por lo que es de esperarse que el número de esporas, la cantidad de micelio y raíces colonizadas sea mucho menor que en el caso de especies dominantes en los acahuales, es decir, especies secundarias que presentan una mayor afinidad a los HMA y dependen más de ellos para su desarrollo y captura de nutrientes (Siqueira et al., 1998).

Por otro lado, el cultivo de maíz presentó en ambas temporadas los menores valores de potencial de inóculo y de colonización total, esto se puede atribuir al manejo del suelo, principalmente por la ruptura del micelio, o por el uso de insumos químicos y la reducción del tiempo de barbecho, que disminuyen el número y diversidad de propágulos (Abbott y Robson, 1991; Jaramillo et al., 2004; Sangabriel-Conde et al., 2010), cualquiera de los factores anteriormente mencionados afecta el establecimiento de los HMA y, por lo tanto, la colonización de las raíces de las plantas hospedadoras (Jasper et al., 1989; Sieverding, 1990; Brundrett, 1991; Pattinson et al., 1999). Esto claramente afecta cualquier posibilidad de regeneración de la vegetación natural a partir de este tipo de suelos.

La estacionalidad también tuvo un efecto sobre el potencial de inóculo, siendo mayor durante la temporada de lluvias, ello puede estar relacionado con el potencial hídrico que podría estar influenciando la supervivencia de los propágulos (Miller et al., 1985). Sin embargo en ambientes más claramente estacionales, como un bosque seco estacional, no se encontró un efecto de la temporada sobre el potencial de inóculo, aunque sí se registró mayor número de propágulos en la temporada de secas, argumentando que la respuesta de los HMA a la estacionalidad no es tan marcada como la respuesta al tiempo de abandono (Guadarrama et al., 2014).

CONCLUSIONES

El cambio de uso de suelo generó respuestas diferenciales en cuanto a la capacidad de los hongos micorrizógenos arbusculares en formar la asociación. Es

importante recalcar que el uso de suelo que presentó un potencial de inóculo menor fue el cultivo de maíz, lo que parece indicar que las técnicas aplicadas en la zona merman parte de la funcionalidad de los HMA. En cambio, el potrero, sin la aplicación de grandes insumos y manejo poco intensivo, tuvo el mayor potencial de inóculo independientemente de la temporada y podría evaluarse si esto representa un reservorio de los HMA.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al proyecto PAPIIT IN-116874, titulado "Almacenes de carbono en el suelo de una selva húmeda: la contribución de los hongos micorrizógenos arbusculares" por la beca que recibió IC y los gastos de trabajo de campo. Al proyecto PAPIIT IN-232320 se agradece el apoyo para la publicación. Asimismo se extiende un agradecimiento al Biól. Marco Antonio Romero Romero por su ayuda en la parte técnica de las computadoras y de las gráficas. A la M. en C. Beatriz Zúñiga por su apoyo en el uso del Taller. El Biól. Isaac Acevedo llevó a cabo el mapa de los sitios de estudio. También se agradece a Manuel Casariego, Isaac Acevedo, Alberto Mendoza y Carlos González por su ayuda en campo e invernadero. Un agradecimiento especial al Dr. José Alberto Ramos Zapata por su ayuda con el programa Dilution y a la M. en C. Laura Patricia Olguín por su apoyo en el uso del invernadero y mantener en excelentes condiciones el mismo. Igualmente se agradece a los revisores anónimos cuyos comentarios ayudaron a mejorar mucho este manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Abbott, L.K., A.D. Robson, 1981. Infectivity and effectiveness of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi: effect of inoculum. *Australian Journal of Agricultural Research* 32: 631-639. Doi: 10.1071/AR9810621
- Abbott, L.K., A.D. Robson, 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 35: 121-150. Doi: 10.1016/0167-8809(91)90048-3
- Abbott, L.K., A.D. Robson, M.A. Scheltema, 1995. Managing soils to enhance mycorrhizal benefits in Mediterranean agriculture. *Critical Reviews in Biotechnology* 15 (3-4): 213-228. Doi: 10.3109/07388559509147409
- Bagyaraj, J.D., S.L. Stürmer, 2012. Hongos micorrizógenos arbusculares (HMA). In: Moreira, F., E.J. Huising, D.E. Bignell (eds.), *Manual de biología de suelos tropicales: muestreo y caracterización de la biodiversidad bajo suelo*. Instituto Nacional de Ecología, México, D.F. Pp. 217-241.
- Brundrett, M., 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* 21: 171-313. Doi: 10.1016/S0065-2504(08)60099-9
- Brundrett, M., L.K. Abbott, 1995. Mycorrhizal fungus propagules in the jarrah forest. II. Spatial variability in inoculum levels. *New Phytologist* 131: 461-469. Doi: 10.1111/j.1469-8137.1995.tb03083.x
- Carling, D.E., M.F. Brown, R.A. Brown, 1979. Colonization rates and growth responses of soybean plants infected by vesicular arbus-

- cular mycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Botany* 57: 1769-1772. Doi: 10.1139/b79-218
- Das, A., A. Varma, 2009. Symbiosis: The art of the living. In: Varma, A., A.C. Kharkwal (eds.), *Symbiotic fungi: Principles and practice*. Springer, Nueva York. Pp. 1-28.
- Dodd, J.C., I. Arias, I. Koomen, D.S. Hayman, 1990. The management of populations of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in acid-infertile soils of a savanna ecosystem. *Plant and Soil* 122: 241-247. Doi: 10.1007/BF02851980
- Dos Santos Teixeira, A., K. Kemmelmeier, M. Marascakchi, S. Stürmer, M. Carbone, F. de Souza, 2017. Arbuscular mycorrhizal fungal communities in an iron mining area and its surroundings: Inoculum potential, density, and diversity of spores related to soil properties. *Ciencia e Agrotecnologia* 41: 511-525. Doi: 10.1590/1413-70542017415014617
- Fischer, C., D. Janos, D. Perry, R. Linderman, P. Sollins, 1994. Mycorrhiza inoculum potentials in tropical secondary succession. *Biotropica* 26: 369-377. Doi: 10.2307/2389230
- Guadarrama, P., S. Castillo, J.A. Ramos-Zapata, S.L. Camargo-Ricalde, J. Álvarez-Sánchez, 2008. Propagules of arbuscular mycorrhizal fungi in a secondary dry forest of Oaxaca, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 56: 269-277. Doi: 10.15517/RBT.V56I1.5523
- Guadarrama, P., S. Castillo, J.A. Ramos-Zapata, L.V. Hernández-Cuevas, S.L. Camargo-Ricalde, 2014. Arbuscular mycorrhizal fungal communities in changing environments: The effects of seasonality and anthropogenic disturbance in a seasonal dry forest. *Pedobiología* 57: 87-95. Doi: 10.1016/j.pedobi.2014.01.002
- Guevara, S., J. Laborde, D. Liesenfeld, O. Barrera, 1997. Potreritos y ganadería. In: González-Soriano, E., R. Dirzo, R. Vogt (eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas*. CONABIO-UNAM, México, D.F. Pp. 43-58.
- Guevara, S., J. Laborde, G. Sánchez-Ríos, 2004. Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A.C. - Unión Europea, Xalapa.
- Janos, D., 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12: 56-64. Doi: 10.2307/2388157
- Janos, D.P., 2007. Plant responsiveness to mycorrhizas differs from dependence upon mycorrhizas. *Mycorrhiza* 17: 75-91. Doi: 10.1007/s00572-006-0094-1
- Jaramillo, S.P., J.M. Silva, N.W. Osorio, 2004. Potencial simbiótico y efectividad de hongos micorrizico-arbusculares de tres suelos sometidos a diferentes usos. *Revista Facultad Nacional de Agronomía - Medellín* 57: 2203-2214.
- Jasper, D.A., L.K. Abbott, A.D. Robson, 1989. Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 112: 93-99. Doi: 10.1111/j.1469-8137.1989.tb00313.x
- Johnson, N.C., F.L. Pflieger, R.K. Crookston, S.R. Simmons, P.J. Copeland, 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhizas respond to corn and soybean cropping history. *New Phytologist* 117: 657-663. Doi: 10.1111/j.1469-8137.1991.tb00970.x
- Johnson, N.C., J.H. Graham, F.A. Smith, 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *The New Phytologist* 135: 575-585. Doi: 10.1046/j.1469-8137.1997.00729.x
- Kiers, E.T., C.E. Lovelock, E.L. Krueger, E.A. Herre, 2000. Differential effects of tropical arbuscular mycorrhizal fungal inocula on root colonization and tree seedling growth: implications for tropical forest diversity. *Ecology Letters* 3: 106-113. Doi: 10.1046/j.1461-0248.2000.00126.x
- Klironomos, J.N., M.N. Hart, 2002. Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza* 12: 181-184. Doi: 10.1007/s00572-002-0169-6
- Korb, J.E., N.C. Johnson, W.W. Covington, 2003. Arbuscular mycorrhizal propagule densities respond rapidly to ponderosa pine restoration treatments. *Journal of Applied Ecology* 40: 101-110. Doi: 10.1046/j.1365-2664.2003.00781.x
- Kozioł, L., A.G. Schultz, G.L. House, J.T. Bauer, E.L. Middleton, J.D. Bever, 2018. The plant microbiome and native plant restoration: the example of native mycorrhizal fungi. *BioScience* 68: 996-1006. Doi: 10.1093/biosci/biy125
- Lovelock, C.E., K. Andersen, J.B. Morton, 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
- Maciel Rabelo Pereira, C., Á. López-García, D.K.A. da Silva, L. Costa Maia, T. Guldberg Frøsløv, R. Kjølner, S. Rosendahl, 2020. Tropical forest type influences community assembly processes in arbuscular mycorrhizal fungi. *Journal of Biogeography* 47: 434-444. Doi: 10.1111/jbi.13739
- Martínez-Trinidad, S., H. Cotler, J.D. Etchevers-Barra, V.M. Ordaz-Chaparro, F. de León-González, 2008. Efecto del manejo en la agregación del suelo en un ecosistema tropical seco. *Terra Latinoamericana* 26: 299-307.
- McGonigle, T.P., M.H. Miller, 2000. The inconsistent effect of soil disturbance on colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi: a test of the inoculum density hypothesis. *Applied Soil Ecology* 14: 147-155. Doi: 10.1016/S0929-1393(00)00048-2
- Miller, R.M., B.A. Carnes, T.B. Moorman, 1985. Factors influencing survival of vesicular-arbuscular mycorrhiza propagules during topsoil storage. *Journal of Applied Ecology* 22: 259-266. Doi: 10.2307/2403343
- Pattinson, G.S., K.A. Hammill, B.G. Sutton, P.A. Mcgee, 1999. Simulated fire reduces the density of arbuscular mycorrhizal fungi at the soil surface. *Mycological Research* 103: 491-496. Doi: 10.1017/S0953756298007412
- Pendergast IV, T.H., D.J. Burke, W.P. Carson, 2013. Belowground biotic complexity drives aboveground dynamics: a test of the soil community feedback model. *New Phytologist* 197: 1300-1310. Doi: 10.1111/nph.12105
- Phillips, J.M., D.S. Hayman, 1970. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British Mycological Society* 55: 158-161. Doi: 10.1016/S0007-1536(70)80110-3
- Picone, C., 2000. Diversity and abundance of arbuscular-mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32: 734-750. Doi: 10.1111/j.1744-7429.2000.tb00522.x
- Porter, W.M., 1979. The 'most probable number' method for enumerating infective propagules of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Soil Research* 17: 515-519. Doi: 10.1071/SR9790515
- Ramos-Zapata, J.A., P. Guadarrama, J.A. Navarro, 2008. Estimación del número de propágulos infectivos de hongos micorrizoge-

- nos arbusculares (HMA). In: Álvarez-Sánchez, J., A. Monroy-Ata (eds.), Técnicas de estudio de las asociaciones micorrízicas y sus implicaciones en la restauración. Las Prensas de Ciencias, México, D.F. Pp. 17-27.
- Ramos-Zapata, J.A., P. Guadarrama P., J.A. Navarro, R. Orellana, 2011. Arbuscular mycorrhizal propagules in soils from a tropical forest and an abandoned cornfield in Quintana Roo, Mexico: visual comparison of most-probable-number estimates. *Mycorrhiza* 21: 139-144. Doi: 10.1007/s00572-010-0336-0
- Sangabriel-Conde, W., D. Trejo-Aguilar, A. Soto-Estrada, R. Ferrera-Cerrato, L. Lara-Capistrán, 2010. Potencial de colonización de hongos micorrízico-arbusculares en suelos cultivados con papayo bajo diferentes manejos de producción. *Revista Mexicana de Micología* 31: 45-52.
- Schalamuk, S., M. Cabello, 2010. Arbuscular mycorrhizal fungal propagules from tillage and no-tillage systems: possible effects on Glomeromycota diversity. *Mycologia* 102: 261-268. Doi: 10.3852/08-118
- Siddiqui, Z.A., J. Pichtel, 2008. Mycorrhizae: an overview. In: Siddiqui, Z.A., M.S. Akhtar, K. Futai (eds.), *Mycorrhizae: sustainable agriculture and forestry*. Springer, Berlin. Pp. 1-35. Doi: 10.1007/978-1-4020-8770-71
- Sieverding E., 1983. Manual de métodos para la investigación de la micorriza vesículo-arbuscular en el laboratorio. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali.
- Sieverding, E., 1990. Ecology of VAM fungi in tropical agrosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 29: 369-390. Doi: 10.1016/0167-8809(90)90303-U
- Siqueira, J.O., M.A. Carbone, N. Curi, S.C. da Silva, A.C. Davide, 1998. Mycorrhizal colonization and mycotrophic growth of native woody species as related to successional groups in Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 107: 241-252.
- Smith, S.E., D.J. Read, 1997. *Mycorrhizal symbiosis*, 2nd ed. Academic Press-Harcourt Brace & Company Publishers, Londres.
- Soto, M., 2004. El clima. In: Guevara, S., J. Laborde, G. Sánchez-Ríos (eds.), *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología A. C., Xalapa. Pp. 85-109.
- Sprott, D.A., 2000. *Statistical inference in science*. Springer-Verlag, Nueva York.
- StatSoft Inc., 2000. *STATISTICA for Windows* (programa de cómputo manual).
- Turrini, A., G. Caruso, L. Avio, C. Gennai, M. Palla, M. Agnolucci, P. Tomei, M. Giovannetti, R. Gucci, 2017. Protective green cover enhances soil respiration and native mycorrhizal potential compared with soil tillage in a high-density olive orchard in a longterm study. *Applied Soil Ecology* 116: 70-78. Doi: 10.1016/j.apsoil.2017.04.001
- Valdivieso-Pérez, I.A., L.E. García-Barrios, D. Álvarez-Solís, J. Nahed-Toral, 2012. De maizales a potreros: cambio en la calidad del suelo. *Terra Latinoamericana* 30: 363-374.
- van Aarle, I.M., P.A. Olsson, B. Söderström, 2002. Arbuscular mycorrhizal fungi respond to the substrate pH of their extraradical mycelium by altered growth and root colonization. *New Phytologist* 155: 173-182. Doi:10.1046/j.1469-8137.2002.00439.x
- van der Heijden, M.G.A., I.R. Sanders, 2002. Mycorrhizal ecology: Synthesis and perspectives. In: van der Heijden, M.G.A., I.R. Sanders (eds.), *Mycorrhizal ecology. Ecological studies (analysis and synthesis)*, vol 157. Springer, Berlin. Pp. 441-457.
- von Thaden, J.J., J. Laborde, S. Guevara, P. Mokondoko-Delgadillo, 2020. Dinámica de los cambios en el uso del suelo y cobertura vegetal en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (2006-2016). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 91: e913190. Doi: 10.22201/ib.20078706e.2020.91.3190
- Zangaro, W., V. Bononi, S. Trufen, 2000. Mycorrhizal dependency, inoculum potential and habitat preference of native woody species in South Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16: 603-621. Doi: 10.1017/s0266467400001607
- Zangaro, W., A. Ansanelo, L. Lescano, R. De Almeida Alves, A. Rondina, M. Nogueira, 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