



Diversidad, abundancia y variación estacional en la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares en la selva Lacandona, Chiapas, México

Diversity, abundance, and seasonal variation of arbuscular mycorrhizal fungi in the Lacandona rain forest, Chiapas, Mexico

Javier Álvarez-Sánchez¹, Irene Sánchez-Gallen¹, Laura Hernández Cuevas², Lilian Hernández-Oro¹, Paula Meli³

¹Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior, Ciudad Universitaria 04510, México, D.F. ²Laboratorio de Micorrizas, Centro de Investigaciones en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Km 10.5 Carretera San Martín Texmeluca-Tlaxcala s/n, San Felipe Ixtacuixtla 90120, Tlaxcala, México. ³Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C. Plaza San Jacinto 23-D, Col. San Ángel, México DF, 01000, México. Dirección Actual: Escola Superior de Agricultura 'Luiz de Queiroz', Departamento de Ciências Florestais, Universidade de São Paulo, Brasil.

Javier Álvarez-Sánchez, e-mail: javier.alvarez@ciencias.unam.mx

RESUMEN

Antecedentes: Marqués de Comillas en la Selva Lacandona, Chiapas, ha sido afectado por el cambio de uso de suelo y en la actualidad presenta un paisaje fragmentado.

Objetivos: Determinar la diversidad de especies y abundancia de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en sitios en distintas etapas de regeneración de la selva en las temporadas seca y de lluvias en este municipio.

Métodos: Se recolectaron cinco muestras de suelo al azar en cada uno de 12 sitios en cada temporada (total 120 muestras).

Resultados y conclusiones: Se identificaron 49 especies pertenecientes a 15 géneros. *Dominikia minuta* y *Glomus insculptum* se reportaron por primera vez para México. *Acaulospora*, *Glomus* y *Ambispora* fueron los géneros más abundantes. La diversidad y la equitabilidad de especies fueron mayores en sitios de etapas más tardías en la sucesión para ambas temporadas. Durante la temporada de secas los sitios compartieron el 40% de las especies, mientras que durante la temporada de lluvias sólo compartieron el 30%. Un análisis de varianza determinó que la abundancia de esporas fue mayor en los sitios tempranos de regeneración. La variación en la comunidad de hongos micorrizógenos arbusculares dependió del estadio de regeneración del sitio y marginalmente de los cambios estacionales.

PALABRAS CLAVE: Glomeromycota, regeneración, selva húmeda, esporas

ABSTRACT

Background: Marqués de Comillas is located in the Lacandona tropical rainforest, Chiapas It suffered land use-change and currently constitutes a fragmented landscape.

Objectives: Estimate species diversity and spores abundance of arbuscular mycorrhizal fungi in this municipality, in sites following a regeneration gradient and with different canopy openness during dry and rainy seasons.

Methods: Five random soil samples were collected in each of 12 sites in both seasons (120 samples in total).

Results and conclusions: Forty nine species of 15 genera were identified. *Dominikia minuta* and *Glomus insculptum* were registered for the first time in Mexico. *Glomus*, *Acaulospora*, and *Ambispora* were the most abundant genera. Species diversity and evenness were higher both in dry and rainy season in sites in later successional stages. In dry season sites shared 40% of total species, while during the rainy season they only shared 30%. Analysis of variance showed that the spore abundance was greater in the early regeneration sites. Variation in the arbuscular mycorrhizal fungi community depended on site regeneration stage and marginally on climate variation among seasons.

KEY WORDS: Glomeromycota, regeneration, tropical rain forest, spores

Recibido / Received: 04/10/2016

Aceptado / Accepted: 28/06/2017

INTRODUCCIÓN

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) pertenecen al phylum Glomeromycota (Schüßler *et al.*, 2001), que incluye una clase (Glomeromycetes), cuatro órdenes (Glomerales, Diversisporales, Paraglomerales y Archaeosporales), once familias, 22 géneros y aproximadamente 260 especies descritas (Schüßler y Walker, 2010; Redecker *et al.*, 2013), de ese total, en México, se ha reportado casi el 50% (Montaño-Arias *et al.*, 2012).

Estos organismos son simbioses obligados que establecen una relación mutualista con las plantas a través de sus raíces, se han observado en briofitas, pteridofitas y angiospermas, y pueden llegar a determinar la distribución de éstas (van der Heijden y Sanders, 2002; Sanders, 2003).

En esta relación, el hongo obtiene carbono y a cambio facilita a la planta la absorción de nutrientes, principalmente fósforo y nitrógeno (Smith y Read, 2008). Además, las plantas que se asocian con los HMA tienen una mayor tolerancia a patógenos (Borowics, 2001), al estrés hídrico (Augé, 2001), a la salinidad (Tian *et al.* 2004) y a la toxicidad hacia ciertos metales (Hildebrandt *et al.*, 2007). Los HMA juegan también un papel clave en la estructura de las comunidades vegetales, en la diversidad y productividad de los ecosistemas (Klironomos *et al.*, 2000), así como en la regeneración y sucesión vegetal (Kardol *et al.*, 2006), teniendo un papel muy importante en la determinación de los mecanismos de coexistencia de las comunidades vegetales (Montesinos-Navarro *et al.*, 2012; Veresoglou *et al.*, 2017).

Los Glomeromycota forman esporas asexuales, individualizadas o agrupadas que funcionan como estructuras de almacenamiento de fosfolípidos, resistencia y propagación (Bonfante *et al.*, 1994), que se forman a través de un engrosamiento de una o más hifas que están en el suelo y/o en las raíces de las plantas (Hernández-Cuevas *et al.*, 2003). En general, la identificación taxonómica de los HMA a través de la morfología de las esporas aún es un excelente método para estudiarlos a nivel comunidad (Landis *et al.*, 2004, Stürmer y Siqueira, 2010), por lo que ha sido muy utilizado para evaluar la diversidad de la comunidad de HMA; sin embargo, tiene sus desventajas ya que es posible que algunas especies de HMA no hayan producido esporas en el momento del muestreo o que la calidad de las esporas en el suelo colectado no permita una correcta observación de sus paredes y capas respectivas (Clapp *et al.*, 1995).

Los HMA son cosmopolitas y se encuentran ampliamente distribuidos en los trópicos (Smith y Read, 2008). Se ha observado que el 80% de las plantas estudiadas pertenecen a familias que forman micorrizas (Smith y Read, 2008; Brundrett, 2009), y dada las características biológicas de la diversidad de ambientes en México se esperaría que la diversidad de HMA siguiese el mismo patrón que otros grupos, es decir, que aumentase hacia el trópico. De acuerdo a la CONABIO (2009), hay un mayor número de especies en general por unidad de área hacia el sur de nuestro país, en el trópico húmedo; sin embargo, aún hay muchos ambientes y sitios que explorar. Además, para ecosistemas tropicales, prácticamente no existe información en el sentido de que como señaló Janos (1980), la diversidad de HMA podría aumentar en el curso de la sucesión vegetal. El objetivo de este trabajo fue caracterizar a las comunidades de HMA a través de la estimación de la riqueza de especies y la abundancia de esporas de HMA en sitios que presentan distintas etapas de regeneración derivados de una selva húmeda en un municipio de la selva Lacandona (Chiapas) en dos temporadas.

Se espera que la mayor producción de esporas ocurra durante la temporada de secas ya que se ha demostrado que la baja disponibilidad de agua genera estrés hídrico a las plantas y ello, a su vez, en los hongos, que responden incrementando su producción de esporas (Ramírez *et al.*, 1997; Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999; Violi *et al.*, 2008). Por otro lado, dado que se ha señalado que la diversidad de plantas determina la de HMA (van der Heijden *et al.*, 1998), se espera que la riqueza, diversidad y abundancia de esporas aumenten en los sitios con mayor diversidad, es decir, los sitios tardíos sucesionales (Fitzsimons *et al.*, 2008).

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El municipio de Marqués de Comillas se ubica en la zona fronteriza entre México y Guatemala, al este del estado de Chiapas. Tiene una superficie territorial de 94 266 ha, lo que equivale a aproximadamente una décima parte de la Selva Lacandona (Figura 1). El clima es cálido con dos subcategorías de acuerdo con la clasificación de Köppen, húmedo y subhúmedo. La precipitación va de 2000 a 3 000 mm anuales (García, 2004); las



lluvias se concentran entre junio y septiembre, con mínimos entre marzo y abril donde no rebasan los 40 mm mensuales. La temperatura media anual varía entre 22 y 26 °C (García, 2004).

Los suelos son fundamentalmente luvisoles stágnicos y háplicos, acrisoles húmicos y férricos, cambisoles stágnicos y vérticos (Siebe *et al.*, 1995). Las principales diferencias de los suelos están dadas por su grado de acidez, con valores de 3.9 en acrisoles a 7.9 en algunos sitios con leptosoles réndzicos.

El tipo de vegetación es selva alta perennifolia, que presenta tres estratos arbóreos y uno más bajo (<10 m), y se reporta como inundable. Algunas de las especies con valores de importancia más altos en el estrato superior son *Brosimum alicastrum* Sw., *Spondias mombin* L., *Ficus tecolutensis* (Liebm.) Miq. y

Ampelocera hottlei (Standl.) Standl. El estrato medio se caracteriza por la presencia de *Castilla elastica* Cerv., *Zantoxylum caribaeum* Lam. y *Cordia bicolor* A. DC.; en el estrato inferior destacan *Clarisa biflora* Ruiz & Pav., *Quararibea yunckeri* Standl. y *Orthion subssesile* (Standl.) Steyererm. & Standl., entre otras (Carabias *et al.*, 2015).

Muestreo

Se seleccionaron doce sitios en el municipio Marqués de Comillas, Chiapas, dentro de los ejidos Boca de Chajul y Playón de la Gloria; diez de ellos corresponden a zonas modificadas (potreros) y dos son áreas conservadas (selva). Se realizaron dos muestreos, el primero durante la temporada de secas, del 16 al 18 de

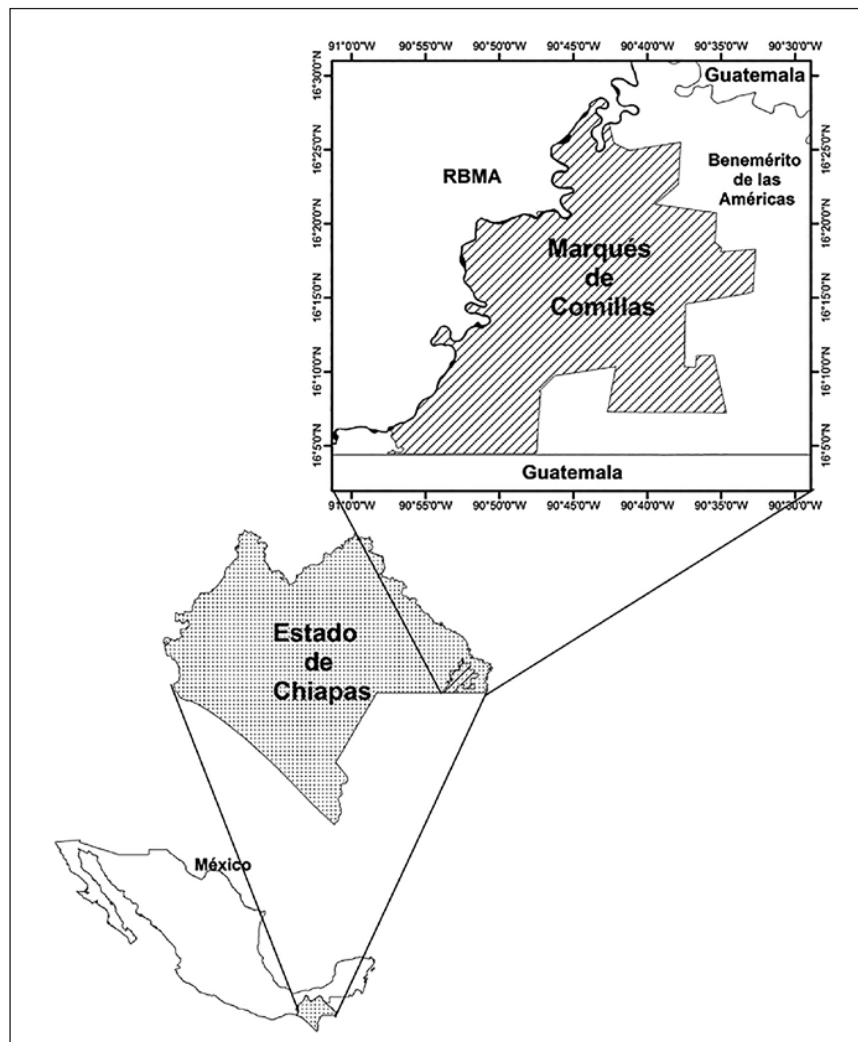


Figura 1. Localización de Marqués de Comillas, en el Estado de Chiapas, México. RBMA: Reserva de la Biosfera de Montes Azules.

abril de 2010, y el otro en la temporada de lluvias, del 2 al 4 de diciembre de 2010.

Para representar un gradiente de regeneración se escogieron sitios con diferentes características de acuerdo a la magnitud de biomasa vegetal, las formas de crecimiento dominantes y composición de especies (Álvarez-Sánchez *et al.*, en prensa; Meli *et al.*, 2015); etapa 1a: dos sitios de herbáceas, etapa 1b: un sitio de herbáceas, etapa 2: tres sitios de herbáceas y arbustos, etapa 3a: un sitio de herbáceas y leguminosas (principalmente arbustos de *Acacia* sp.), etapa 3b: un sitio de herbáceas y árboles, etapa 4a: dos sitios de arbóreas (vegetación ribereña) y etapa 4b: dos sitios de arbóreas (selva) (Tabla 1).

Si bien las condiciones edáficas son relativamente similares (Tabla 1), los diez sitios en regeneración muestran característi-

cas contrastantes en cuanto a la dominancia de los distintos grupos funcionales (Figura 2; estas características no fueron evaluadas en los dos sitios de selva). Los sitios de estadios más temprano presentan una importante presencia de gramíneas y ausencia de árboles, y viceversa para sitios más avanzados en la regeneración. En estos sitios se establecieron parcelas de restauración de riberas de 8 × 60 m de acuerdo a la disposición del dueño de la parcela (Meli *et al.*, 2015).

Dado este tamaño de parcela y para representar la potencial variación de la comunidad de HMA dentro de cada sitio se establecieron dos líneas de 50 m de largo, paralelas al cauce del río y distantes a 1 y 20 metros del borde de ribera. De esta manera las líneas representan la zona riparia y la zona de tierra firme de cada sitio (Meli *et al.*, 2015).

Tabla 1. Características de los sitios de estudio de acuerdo con sus formas de crecimiento, etapas de regeneración, biomasa vegetal y propiedades del suelo (modificado de Álvarez-Sánchez *et al.*, en prensa)

Dueño	Formas de crecimiento	Etapas de regeneración	Biomasa vegetal					Suelo				
			Pastos (g)	Latifoliadas (g)	Arbustos (g)	Mantillo (g)	Árboles (AB)	MO (%)	Densidad aparente (g cm ⁻³)	pH	P (mg kg ⁻¹)	N (mg kg ⁻¹)
Gabino	Herbáceas	1a	894.8	43.1	0	61.6	92.4	5.8	0.7	6	2662.3	0.1
Heriberto	Herbáceas	1a	171.4	26.9	0	68.1	251.8	4.3	0.8	6.5	1007.2	0.1
Francisco	Herbáceas	1b	1201.3	171.0	0	545.9	0	7.2	0.6	6.6	872.6	0.2
Olivar	Herbáceas y arbustos	2	431	51.3	164.0	110.2	80.2	4.7	0.6	6	862.2	0.2
Ricardo	Herbáceas y arbustos	2	916.8	137.0	934.3	359.4	236.9	7.4	0.6	5.9	1075.8	0.1
Abel	Herbáceas y arbustos	2	219.4	234.1	33.6	56.1	0	4.8	0.6	5.9	437.4	0.2
Teódulo	Herbáceas y árboles	3a	348.5	50.7	0	277.2	333.5	2.3	0.9	7	1324.3	0.8
Laureano	Herbáceas y Leguminosas	3b	2005.4	27.7	214.9	94.9	728.1	3.8	0.9	6.4	986.1	0.2
Ramiro	Vegetación Ribereña	4a	236.4	166.2	0	654.8	360.7	4.1	0.7	7	767.3	0.2
Rubén	Vegetación Ribereña	4a	124.1	94.6	0	99.4	558.3	5.6	0.8	7.8	1023.4	0.1
Miranda	Árboles	4b	-	ND	ND	ND	ND	5.8	ND	7	ND	ND
José	Árboles	4b	-	ND	ND	ND	ND	5.9	ND	7.2	ND	ND

Los datos de P y N son promedio de las temporadas de secas y lluvias (Adriano *et al.*, datos no publicados). ND: No determinado

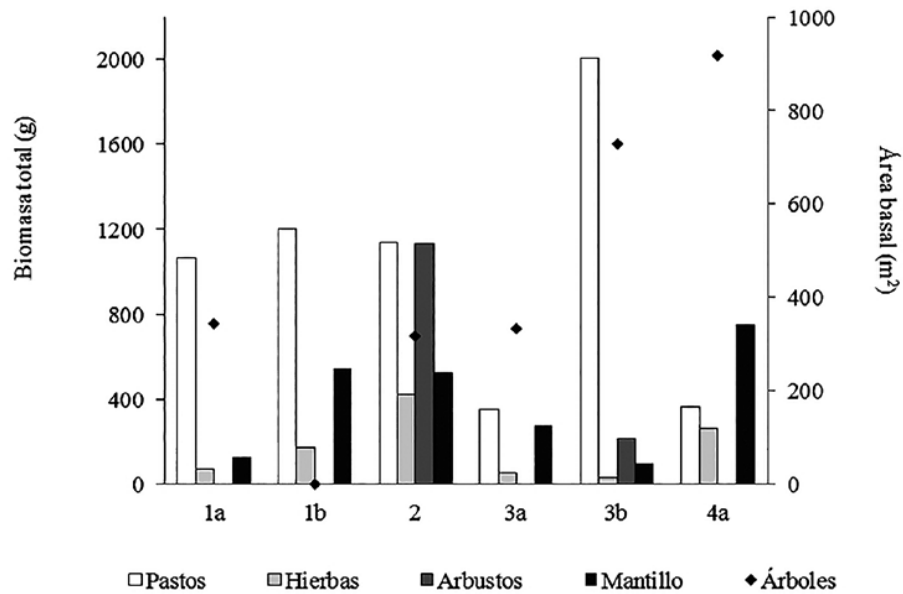


Figura 2. Abundancia total de esporas por género en cada uno de los sitios en todas las etapas de regeneración durante ambas temporadas, secas y lluvias, en Marqués de Comillas, Chiapas, México.

Sobre cada línea se establecieron tres y dos puntos de muestreo, respectivamente, a una distancia de quince metros entre sí. En cada punto de muestreo se trazó un cuadro de 1x1 m y de su centro y sus esquinas se tomó suelo para una muestra compuesta de 1.5 kg aproximadamente. Las muestras fueron tomadas de los primeros 15 cm de profundidad, dando como resultado cinco muestras por parcela.

Posteriormente, se secaron a temperatura ambiente, se eliminaron raíces y rocas y se pesaron 100 g de suelo de cada una para efectuar la extracción de esporas.

Extracción e identificación de esporas

La extracción de esporas se llevó a cabo por el método modificado de tamizado húmedo, decantación y centrifugación en agua y sacarosa de Brundrett *et al.* (1996). Las esporas extraídas fueron montadas en portaobjetos con alcohol polivinílico (PVLG) como medio fijador y Reactivo de Melzer. Las preparaciones se observaron a detalle con la ayuda de un microscopio Zeiss® modelo Axioscop II Plus, equipado con contraste de interferencia de Nomarski. Con una cámara digital Toupcam UCMOS02000KPB y el software de digitalización de imágenes ToupTek ToupView versión x64.3.7.1460 (2003-2013) se capturaron imágenes de las esporas. Para la determinación a especie,

se consideraron las características morfológicas de las esporas, color, tamaño, tipo de hifa, escudos de germinación y la consistencia, arreglo, ornamentación y reacción al Melzer de las capas que componen la pared de las esporas. El tamaño de las esporas y el grosor de los estratos de pared se obtuvieron con una reglilla micrométrica acoplada a uno de los oculares. Para la determinación de las especies se consultó la información del Internacional Culture Collection of Vesicular Arbuscular Mycorrhizal Fungi (INVAM), a través de la página web http://invam.caf.wvu.edu/myc_info/taxonomy, así como las descripciones de diferentes especies que pueden obtenerse en la página web <http://www.agro.ar.szczecin.pl/jblaszkowski/index.html> y a través de las ligas en la página web <http://schuessler.userweb.mwn.de/amphylo/>. Las especies citadas por primera vez para México se describen en extenso; los colores se indican con base en las tablas de colores Munsell para suelos (U.S. Department of Agriculture, 1975). La clasificación de los HMA se enuncia de acuerdo con la propuesta de Redecker *et al.* (2013), Schüßler *et al.* (2001) y dicha última página web.

Para complementar el registro de especies y cotejar las esporas obtenidas en las muestras, se elaboraron macetas de propagación con el suelo recolectado de cada uno de los doce sitios con el fin de obtener una mayor abundancia de esporas y

de mejor calidad (Brundrett *et al.*, 1996). Preparaciones permanentes con esporas de algunas de las especies se encuentran depositadas en el Herbario TLXM de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Análisis de datos

Para estimar la diversidad de especies de HMA en cada uno de los sitios se utilizó el índice de Shannon-Wiener (H') y, a partir de éste se estimó la equitabilidad (Magurran, 2004). Se comparó la riqueza de especies entre temporadas (secas y lluvias) y entre sitios (de 1 hasta 12) con un análisis de varianza (ANOVA); en el caso de la abundancia de esporas se consideraron los datos de ambas estaciones conjuntamente y solo se comparó entre sitios. Los datos cumplieron con los supuestos para aplicar la prueba de ANOVA. Cuando se detectaron diferencias significativas con la prueba de ANOVA, se aplicó la prueba de Tukey de comparación múltiple de medias ($\alpha = 0.05$), utilizando el programa Statistica versión 8.0 (StatSoft, 2007).

RESULTADOS

Diversidad de especies y nuevos registros para México

Se identificaron 49 especies de hongos micorrizógenos arbusculares pertenecientes a 15 géneros (HMA) (Tabla 2, Figura 3). Las especies corresponden a los géneros: *Acaulospora*, *Ambispora*, *Archaeospora*, *Claroideoglossum*, *Diversispora*, *Dominikia*, *Entrophospora*, *Funneliformis*, *Gigaspora*, *Glomus*, *Racocetra*, *Rhizophagus*, *Sclerocystis*, *Scutellospora* y *Septoglossum*. El género *Acaulospora* tuvo la mayor riqueza de especies (15) que corresponden al 31% del total, seguido del género *Glomus* (10) con el 24%, de *Ambispora* fueron cuatro (9%), *Claroideoglossum*, *Funneliformis*, *Diversispora*, *Scutellospora*, *Rhizophagus* y *Sclerocystis* tuvieron dos (4%), mientras que los géneros *Septoglossum*, *Dominikia*, *Gigaspora*, *Entrophospora*, *Archaeospora* y *Racocetra* presentaron los valores más bajos con sólo una especie, contribuyendo cada uno con el 2%.

Tabla 2. Familias y especies de hongos micorrizógenos arbusculares (HMA) encontradas en doce sitios pertenecientes a cuatro etapas de regeneración

Especies	Frecuencia relativa
Diversisporales	
Acaulosporaceae	
<i>Acaulospora bireticulata</i> F.M. Rothwell & Trappe+	8.33
<i>Acaulospora delicata</i> C. Walker, C.M. Pfeiff. & Bloss	33.33
<i>Acaulospora foveata</i> Trappe & Janos	75
<i>Acaulospora kentinensis</i> (C.G. Wu & Y.S. Liu) Kaonongbua, J.B. Morton & Bever	58.33
<i>Acaulospora laevis</i> Gerd. & Trappe+	58.33
<i>Acaulospora mellea</i> Spain & N.C. Schenck+	91.66
<i>Acaulospora morrowiae</i> Spain & N.C. Schenck	91.66
<i>Acaulospora rehmii</i> Sieverd. & S. Toro	25
<i>Acaulospora scrobiculata</i> Trappe	100
<i>Acaulospora spinosa</i> C. Walker & Trappe	75
<i>Acaulospora</i> aff. <i>undulata</i> Sieverd.	41.66
<i>Acaulospora</i> sp. 1	33.33
<i>Acaulospora</i> sp. 2	8.33
<i>Acaulospora</i> sp. 3	50
<i>Entrophospora infrequens</i> (I.R. Hall) R.N. Ames & R.W. Schneid	16.66
Diversisporaceae	
<i>Diversispora eburnea</i> (L.J. Kenn., J.C. Stutz & J.B. Morton) C. Walker & Schuessler	16.66



continúa Tabla 2

Especies	Frecuencia relativa
<i>Diversispora spurca</i> Pfeiffer, Walker & Bloss+	8.33
<i>Diversispora aurantia</i> (Błaszk., Blanke, Renker & Buscot) C. Walker & A. Schuessler	58.33
Gigasporaceae	
<i>Gigaspora gigantea</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) Gerd & Trappe	33.33
<i>Scutellospora dipurpurescens</i> J.B. Morton & Koske	8.33
<i>Scutellospora gilmoreii</i> (Trappe & Gerd.) C. Walker & F. E. Sanders	33.33
<i>Racocetra gregaria</i> (N.C.Schenck & T.H.Nicolson) Oehl, F.A.Souza & Sieverd	8.33
Glomerales	
Claroideoglomeraceae	
<i>Claroideoglo mus claroideum</i> (N.C. Schenck & G. S. Sm.) C. Walker & A. Schuessler+	16.66
<i>Claroideoglo mus etunicatum</i> (W.N. Becker & Gerd.) C. Walker & A. Schuessler	83.33
Glomeraceae	
<i>Dominikia minuta</i> (Błaszk., Tadych & Madej) Błaszk., Chwat & Kovács	33.33
<i>Funneliformis geosporus</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schuessler	91.66
<i>Funneliformis mosseae</i> (T.H. Nicolson & Gerd.) C. Walker & A. Schuessler	58.33
<i>Glomus albidum</i> C. Walker & L.H. Rhodes	75
<i>Glomus ambisporum</i> G.S. Sm. & N. C. Schenk	91.66
<i>Glomus multiforum</i> Błaszk.	8.33
<i>Glomus spinuliferum</i> Sieverd. & Oehl, in Oehl, Wiemken & Sieverding+	66.66
<i>Glomus</i> sp. 1+	100
<i>Glomus</i> sp. 2	16.66
<i>Glomus</i> sp. 3	8.33
<i>Glomus</i> sp. 4	75
<i>Glomus</i> sp. 5	25
<i>Rhizophagus clarus</i> (T.H. Nicolson & N.C. Schenck). C. Walker & A. Schuessler+	16.66
<i>Rhizophagus diaphanus</i> (C. Cano & Y. Dalpé) C. Walker & A. Schuessler	33.33
<i>Rhizophagus fasciculatus</i> (Thaxt.) C. Walker & A. Schuessler	16.66
<i>Sclerocystis clavispora</i> Trappe	16.66
<i>Sclerocystis sinuosa</i> Gerd. & B. K. Bakshi	25
<i>Septoglo mus constrictum</i> (Trappe) C.Walker & A. Schübler	50
Archaeosporales	
Ambisporaceae	
<i>Ambispora appendicula</i> (Spain, Sieverd. & N.C. Schenck) C. Walker	50
<i>Ambispora gerdemanni</i> (S.L. Rose, B.A. Daniels & Trappe) C. Walker, Vestberg & A. Schuessler	100
<i>Ambispora</i> sp. 1+	41.66
<i>Ambispora</i> sp. 2	16.66
Archaeosporaceae	
<i>Archaeospora</i> sp. 1	8.33

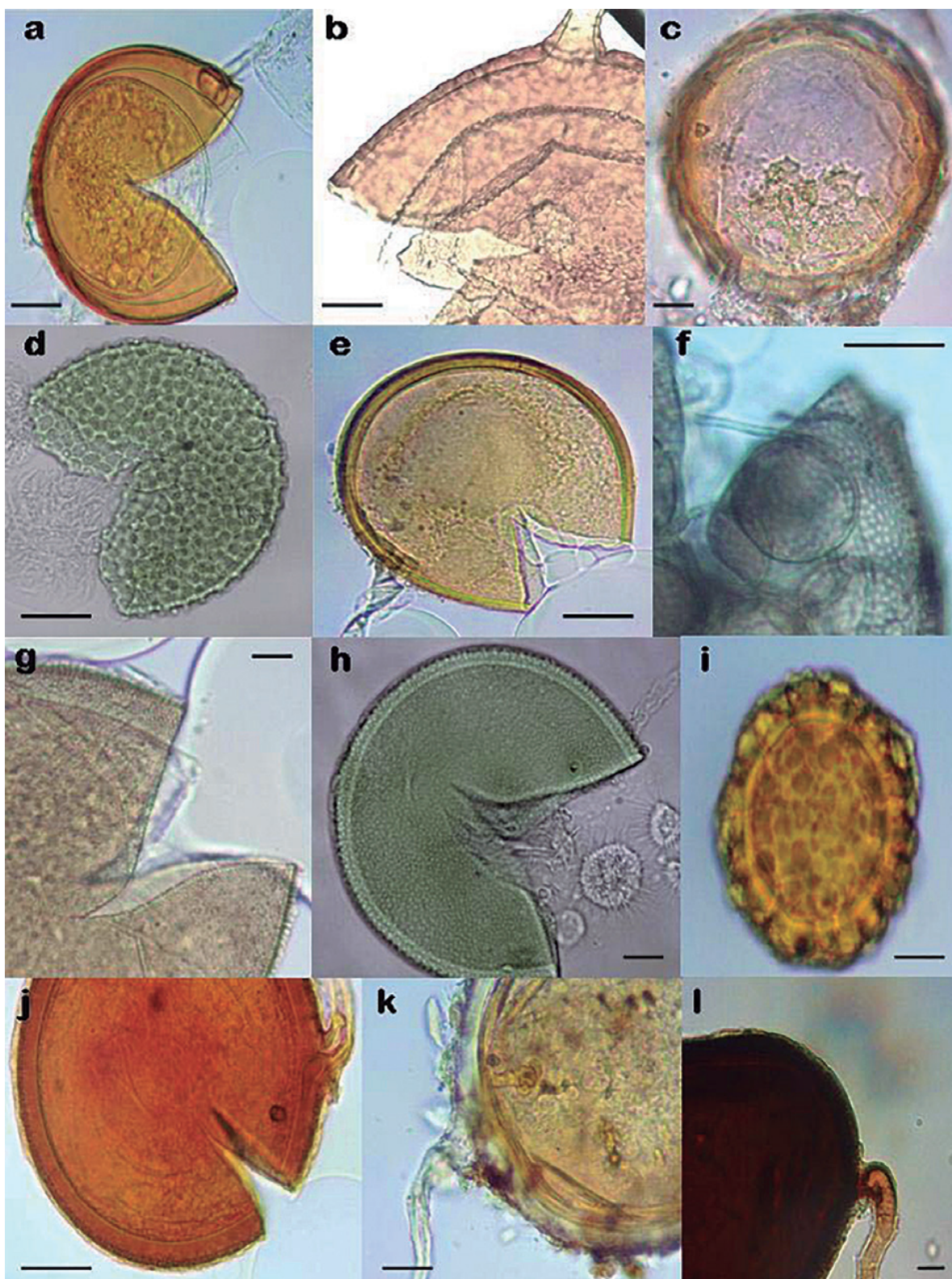


Figura 3. Algunas especies de hongos micorrizógenos arbusculares de la Selva Lacandona. a. *Acaulospora colombiana*. b. *Ambispora appendicula*. c. *A. gerdemannii*. d. *Acaulospora* aff. *undulata*. e. *Claroideoglossum claroideum*. f. Esporas de *Dominikia minuta* dentro de una espora vacía de *A. scrobiculata*. g. *Entrophospora infrequens*. h. *Glomus insculptum*. i. *G. pustulatum*. j. *G. spinuliferum*. k. *Rhizophagus clarus*. l. *Septoglossum constrictum*. Las barras de escala equivalen a 25 μ m.



El género *Acaulospora* presentó 908 esporas, lo que corresponde al valor más alto, seguido de *Glomus* con 762 esporas, mientras que *Archaeospora* sp. y *Racocetra gregaria* sólo presentaron una espора (Figura 4).

Los valores de frecuencia relativa entre 75 y 100% se resaltan con negritas. El símbolo + indica que la especie se propagó en maceta. *Acaulospora colombiana* y *Glomus pustulatum* (que se mencionan en el texto) se obtuvieron solamente de macetas de propagación.

Acaulospora colombiana y *Glomus pustulatum* se obtuvieron sólo de macetas de propagación. Diez especies (tres de *Acaulospora*, cinco de *Glomus* y dos de *Ambispora*) fueron asignadas como sp. debido a que no corresponden con las especies de HMA descritas hasta la fecha y podrían corresponder a especies nuevas. *Acaulospora* aff. *undulata* se designó como afín debido a que los caracteres morfológicos de sus esporas no coincidieron completamente con los descritos para la especie.

Acaulospora scrobiculata, *Ambispora gerdemannii* y *Glomus* sp. 1 se presentaron en todos los sitios. *Acaulospora foveata*, *A. spinosa*, *Glomus albidum* y *Glomus* sp. 4 se presentaron en nueve sitios. *Acaulospora bireticulata*, *Glomus* sp. 3, *Racocetra gregaria* y *Diversispora spurca* fueron encontradas en los sitios

de la etapa 4a y *Archaeospora* sp. 1 sólo se encontró en un sitio de la etapa 4b, por lo que son consideradas especies exclusivas de estos sitios.

A continuación se describen los nuevos registros para México

Dominikia minuta (Blaszk., Tadych & Madej) Blaszk., Chwat. & Kovács

Figura 3f

Glomerosporas glomoides, ectocárpicas, de color hialinas a blancas por la luz reflejada, globosas, de 23.4-35.1 µm de diámetro. Pared de la espора (SW) integrada por dos estratos hialinos (SW1, SW2). Estrato SW1 semi-rígido, de menos de 1 µm de grosor; estrato SW2 laminado, de menos de 1 µm a 1.9 de grosor, las láminas muy delgadas y poco perceptibles. Hifa de origen hialina, cilíndrica, recta, de 3.9-4.8 µm de diámetro, con dos estratos, continuos con los estratos de la pared de la espора. Oclusión en la base de la espора, formada por un septo originado en el estrato laminado de la pared. Ninguno de los estratos de la pared de la espора o de la hifa reacciona con Melzer.

Dominikia minuta se distingue de otras especies de HMA de esporas hialinas o blancas por la composición de sus estratos y la ausencia de reacción con Melzer. Es común observar varias

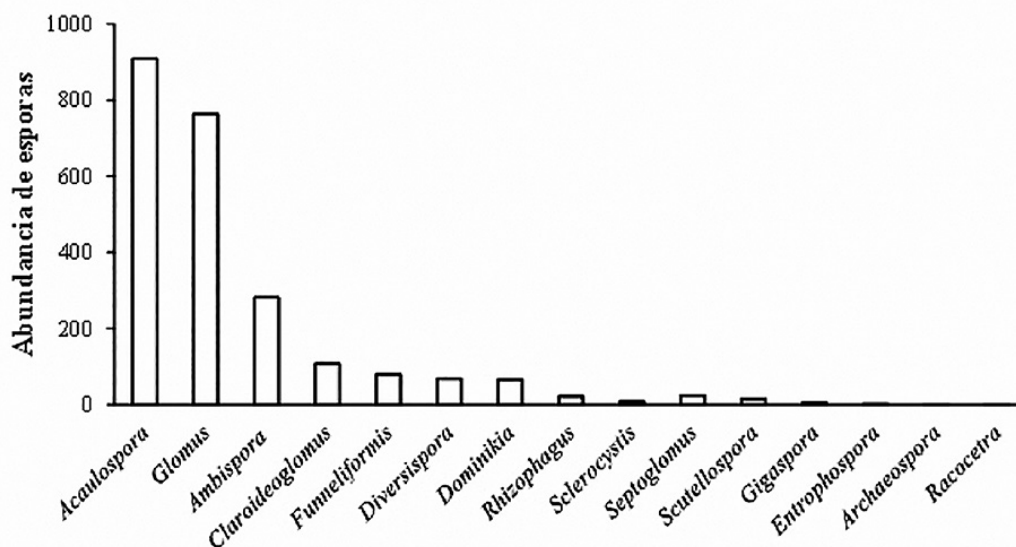


Figura 4. Abundancia total de esporas por género en cada uno de los sitios en todas las etapas de regeneración durante ambas temporadas, secas y lluvias, en Marqués de Comillas, Chiapas, México.

esporas de esta especie aglomeradas en esporocarpos laxos dentro de los restos de esporas muertas de otros HMA.

Glomus insculptum Blaszk.

Figura 3h

Glomerosporas glomoides, ectocárpicas, de color amarillo (Munsell: 2.5Y8/8), globosas, de 46.8-68.4 (-82) µm de diámetro. Pared de la espora integrada por dos estratos (SW1, SW2). Estrato SW1 hialino a blanquecino, semi-rígido, de menos de 0.9-1.9 µm de grosor; estrato SW2 amarillo dorado (5Y8/6) laminado, de 3.9-7.8 µm de grosor, liso en su superficie externa y ornamentado en la interna; ornamentación formada por areolas circulares a ligeramente poligonales, distribuidas uniformemente, de 1.9-2.9 µm de diámetro por 0.9-1.9 µm de profundidad, con el fondo redondeado. Hifa de origen de color amarillo pálido (2.5Y8/4), cilíndrica a ligeramente ensanchada, de 3.9-7.8 µm de diámetro, con dos estratos continuos con los estratos de la pared de la espora. Oclusión ligeramente por debajo de la base de la espora, en forma de septo formado por el segundo estrato de la pared. Ninguno de los estratos reacciona con Melzer.

Las características distintivas de esta especie son la ausencia de reacción al Melzer en los estratos y la ornamentación en forma de areolas en la superficie interna del estrato laminado.

Riqueza de especies

En cuanto a la riqueza de especies entre temporadas (secas y lluvias) se observaron diferencias marginalmente significativas ($F_{1,96} = 30.96, p < 0.06$). Los valores más altos se presentaron durante la temporada de secas con un total de 45 especies, mientras que durante la temporada de lluvias se detectaron 32. Ambas temporadas compartieron 31 especies. *Acaulospora bireticulata*, *Ambispora* sp. 1, *Archaeospora* sp., *Diversispora eburnea*, *Dominikia minuta*, *Glomus albidum*, *G. diaphanum*, *G. insculptum*, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 3, *Racocetra gregaria*, *Rhizophagus fasciculatus*, *Sclerocystis clavisporea* y *S. sinuosa* fueron especies que sólo se presentaron durante la temporada de secas. *Acaulospora* sp. 2 es una especie exclusiva de un sitio de la etapa 2, mientras que *Diversispora spurca* sólo presentó tres esporas en un sitio de la etapa 4a, ambas en la temporada de lluvias.

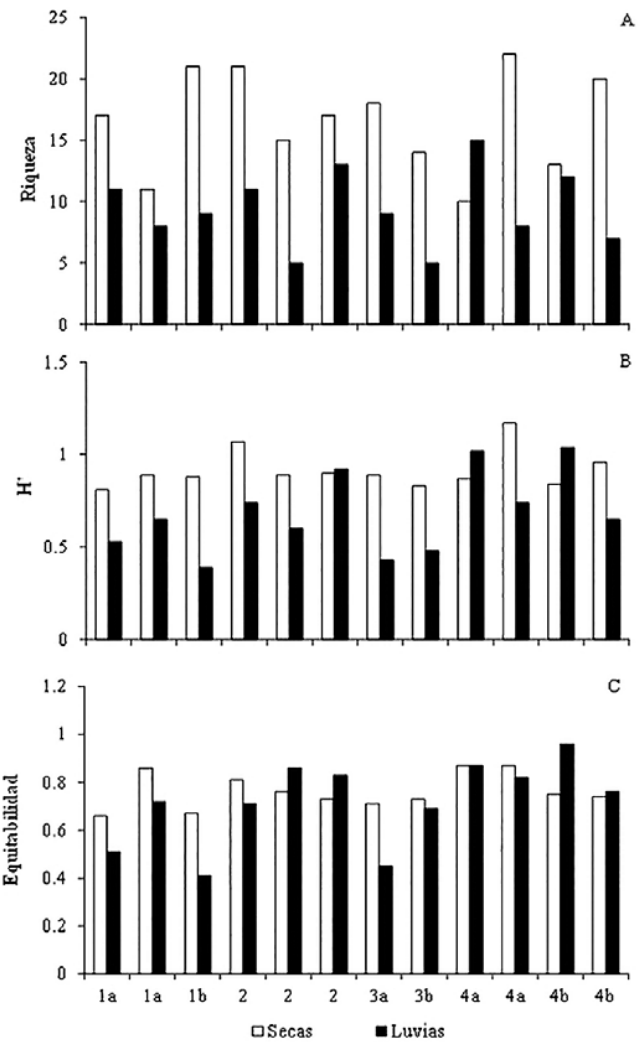


Figura 5. Riqueza de especies (arriba), índice de diversidad de Shannon-Wiener (en medio) y Equitabilidad (abajo) de hongos micorrizógenos arbusculares en Marqués de Comillas, Chiapas, México en los sitios en las etapas de regeneración durante la temporada seca (negro) y de lluvias. Etapa 1a y 1b: Herbáceas, 2: Herbáceas y arbustos, 3a: Herbáceas y leguminosas, 3b: Herbáceas y árboles, 4a: Arbóreas (Vegetación ribereña) y 4b: Arbóreas (Selva).

Tanto en la temporada de secas como de lluvias se presentaron *Acaulospora delicata*, *A. foveata*, *A. kentinensis*, *A. laevis*, *A. mellea*, *A. morrowiae*, *A. rebmii*, *A. scrobiculata*, *A. spinosa*, *A. aff. undulata*, *Acaulospora* sp. 2, *Acaulospora* sp. 3, *Ambispora appendicula*, *A. gerdemannii*, *Ambispora* sp. 2, *Claroideoglomus claroideum*, *C. etunicatum*, *D. aurantia*, *Entrophospora infrequens*, *F. geosporus*, *F. mosseae*, *Gigas-*



pora gigantea, *Glomus ambisporum*, *G. spinuliferum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 5, *Rhizophagus clarus*, *Scutellospora gilmoreii* y *Septoglomus constrictum*.

Durante la temporada de lluvias y secas los valores más altos de riqueza de especies se presentan en uno de los sitios de la etapa 4a con 15 especies y 22 especies, respectivamente; mientras que los valores más bajos se presentaron en los sitios de la etapa 2 y 3b con cinco especies cada uno (Figura 5) en la temporada de lluvias y durante la temporada de secas los valores más bajos los tuvo otro de los sitios de la etapa 4a con diez especies (Figura 5).

El índice de diversidad más alto correspondió a la temporada de secas en uno de los sitios de la etapa 4a (1.17) y el valor más bajo (0.39) se dio en la temporada de lluvias en un sitio de la etapa 2 (Figura 5). La equitabilidad (0.96) fue mayor en temporada de lluvias en un sitio de la etapa 4b y el valor más bajo (0.41) también fue en lluvias pero en un sitio de la etapa 2 (Figura 5).

Con respecto a la abundancia de esporas, el ANOVA mostró diferencias significativas entre sitios ($F_{11,96}=4.56$, $p<0.001$), siendo uno de los sitios de la etapa 2 el que tuvo el mayor número de esporas (413) y el menor (61) ocurrió en el sitio de la etapa 3b (Figura 6).

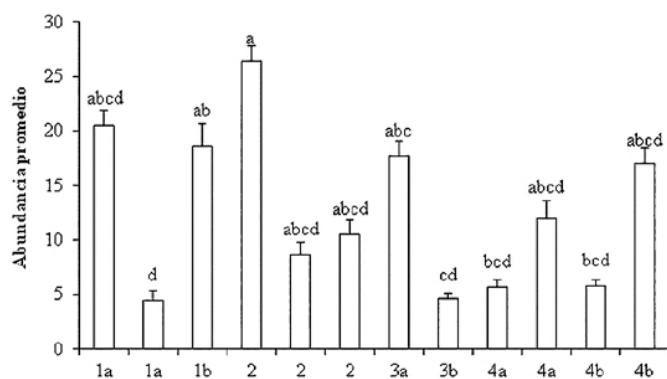


Figura 6. Abundancia promedio (\pm EE) de esporas de hongos micorrizógenos arbusculares en Marqués de Comillas, Chiapas, México en los sitios con distintas etapas de regeneración. Etapa 1a y 1b: Herbáceas, 2: Herbáceas y arbustos, 3a: Herbáceas y leguminosas, 3b: Herbáceas y árboles, 4a: Arbóreas (Vegetación ribereña) y 4b: Arbóreas (Selva). Letras iguales indican que no hay diferencias significativas de acuerdo a la Prueba de Tukey ($p<0.001$).

DISCUSIÓN

En este estudio encontramos una riqueza de HMA de 49 especies, lo que representa el 18.8% de las 260 especies descritas a nivel mundial (Schüßler y Walker, 2010), este valor está por arriba de lo reportado para otros estudios en selvas húmedas de otras regiones del mundo; 27 especies en China (Zhao *et al.*, 2003), 16 en Costa Rica (Lovelock *et al.*, 2003) y 27 en Panamá (Mangan *et al.*, 2004), pero también es menor a las 61 especies reportadas para la región occidental de la Amazonía por Stürmer y Siqueira (2010), aunque ellos abarcan diferentes usos de suelo. En particular, en México, la riqueza que contabilizamos es un valor alto, representando el 47.1% del total de especies reportadas para México (Montaño-Arias *et al.*, 2012; Chimal-Sánchez *et al.*, 2016), siendo la segunda riqueza más alta reportada para México, está por arriba de las 16 especies en sitios de selva conservada en Los Tuxtlas, Veracruz (Guadarrama y Álvarez-Sánchez, 1999), aquella encontrada en fragmentos de diferente tamaño de vegetación original remanente (43) (Sánchez-Gallen *et al.*, datos no publicados) o en distintos usos de suelo (44) (Varela *et al.*, 2009) y se ubica después de la registrada por Violi *et al.* (2008) quienes reportaron un total de 60 especies dentro de una zona de selva y áreas con cierto grado de disturbio dentro de los estados de Chiapas y Veracruz (para Chiapas sólo reportaron 35 especies).

Esta alta riqueza puede estar relacionada con diversos factores, por un lado, al patrón global de distribución de la riqueza biológica donde el mayor número de especies de muchos grupos biológicos se concentra en los trópicos dadas sus condiciones constantes de radiación solar y disponibilidad de agua (Read, 1994), y, por otro lado, puede estar relacionada con las respuestas más puntuales de los HMA a las condiciones ambientales locales y de alto recambio espacial (Davidson *et al.*, 2015), dado que factores tales como la humedad y el tipo de comunidad vegetal explican solo una pequeña parte de la variación de las comunidades de HMA (Kivlin *et al.*, 2012).

Las diferencias entre sitios pueden estar relacionadas con el efecto que tienen las prácticas de manejo del suelo ya que si son muy intensas pueden reducir la abundancia de propágulos así como la riqueza de especies de HMA (Owen *et al.*, 2009), esto ocurre porque algunas especies de los HMA son sensibles a los disturbios naturales o antropogénicos que alteran las caracterís-

ticas del suelo, como son las prácticas de labranza aplicadas a la agricultura (Alguacil *et al.*, 2008). También la adición de fertilizantes puede reducir el número de especies de HMA, ya que a bajas concentraciones de fósforo se favorece la relación HMA-plantas, mientras que a concentraciones altas, como se observa en algunos de los sitios 2, 3a y 4a, puede inhibirse la relación (Johnson *et al.*, 1991).

Con una diferencia marginal, la mayor riqueza de especies (44) se presentó durante la temporada de secas, lo que concuerda con nuestra hipótesis. Es importante tomar en cuenta que ante una baja disponibilidad de agua, el desarrollo fúngico y la germinación de las esporas se ven afectados, así como el desarrollo vegetal, lo que promueve la producción de las esporas que son estructuras de resistencia (Augé, 2001). Al contrario, durante la temporada de lluvias, la disponibilidad de agua favorece la germinación de las esporas, una elevada actividad microbiana nociva y la depredación de micelio y esporas de HMA por la microfauna edáfica (Ragupathy y Mahadevan, 1993; Ramírez *et al.*, 1997) por lo que la caracterización de las especies a través de las esporas producidas se dificulta, ya que no abundan en el suelo.

Chaudhary *et al.* (2008) propusieron que los factores que afectan más consistentemente la distribución de las especies de HMA son el clima y las propiedades del suelo (la textura del suelo, el contenido de materia orgánica, el pH y la disponibilidad de N y P), combinadas con las propiedades bióticas como la composición de las comunidades vegetales y las interacciones intra- e interespecíficas. Sin embargo, actualmente gran cantidad de evidencia apunta a las propiedades físico-químicas del suelo como los factores determinantes de la composición de la comunidad de HMA (de Souza y Freitas, 2017).

La mayor abundancia de esporas se presentó en los sitios con menor desarrollo sucesional como es el caso de los sitios con herbáceas (etapa 2). Probablemente ello pueda explicarse por la menor densidad aparente del suelo y el mayor porcentaje de materia orgánica que tienen estos sitios, ya que estas condiciones permiten y promueven un mayor crecimiento de las raíces de las plantas y, por lo tanto, los HMA cuentan con una mayor disponibilidad de raíces para desarrollarse y obtener recursos que promuevan una mayor esporulación (Lovell *et al.*, 2003; Stürmer y Siqueira, 2010). El pH, que en estos sitios se encuentra entre 6.2 y 6.7, también pudo haber influido en la abundan-

cia de esporas; se ha reportado que el pH ideal para el desarrollo de los HMA está entre 6 y 7 sin importar el género (Bagyaraj, 1991), aunque especies del género *Acaulospora* pueden desarrollarse más en suelos con pH de 4.9 hasta 6.4 (Silva *et al.*, 2007) o más bien ácido (Souza *et al.*, 2003).

Contrario a lo anterior, en la etapa con herbáceas y árboles (3b), la densidad aparente del suelo muestra un valor alto, lo que indica que son suelos más compactos que no permiten un buen crecimiento de las raíces ni desarrollo del micelio y, por lo tanto, el desarrollo de los HMA no es favorecido, lo cual se puede reflejar en una menor abundancia de esporas.

En cuanto a la composición, la mayor proporción de especies pertenecen a los géneros *Acaulospora* y *Glomus*, con un total de esporas de 908 y 762, respectivamente, esto coincide con otros estudios en sistemas tropicales que reportan el mismo comportamiento como Nicaragua, Costa Rica y Brasil (Picone, 2000; Lovell *et al.*, 2003). Hart y Reader (2004) señalaron que las esporas glomoides (especies del género *Glomus sensu lato*) suelen predominar en diversas condiciones de suelo debido a que resisten más los disturbios que las especies gigasporoides (géneros *Gigaspora*, *Dentiscutata*, *Racocetra* y *Scutellospora*). Se ha señalado que los géneros *Acaulospora* y *Glomus* comprenden un mayor número de especies que presentan adaptaciones a suelos degradados, poco fértiles y con valores bajos de pH, pero con una alta disponibilidad de agua durante gran parte del año (Boddington y Dood, 2000; Lovell *et al.*, 2003).

No obstante, también para sistemas tropicales se ha encontrado lo contrario, es decir, que *Glomus* domina sobre *Acaulospora*, como en los estudios de Zhao *et al.* (2003) en China, Mangan *et al.* (2004) en Panamá, Zangaro *et al.* (2007), Stürmer y Siqueira (2010) en Brasil, y en México, Guadarrama y Álvarez-Sánchez (1999) y Varela *et al.* (2009). Todas las especies de ambos géneros fueron encontradas en todas las etapas sucesionales, lo que indica que, al menos algunas de las especies, son capaces de resistir cambios en las condiciones edáficas.

Las diferencias en la composición de especies de acuerdo a la temporada están relacionadas con el hecho de que, ante la escasez de agua, es común que las esporas de géneros como *Acaulospora* (Gazey *et al.*, 1993), *Gigaspora* (Maia y Yano-Melo, 2001) y *Glomus* (Juge *et al.*, 2001) entren en latencia para permanecer por más tiempo en el suelo, produciendo más esporas.



En este estudio sólo se encontró una especie de *Gigaspora*, dos de *Scutellospora* y una de *Racocetra*; *G. gigantea* y *S. gilmorei* procedentes de un sitio con herbáceas y otro con vegetación ribereña, y *R. gregaria* sólo de un sitio de esta última etapa; estos géneros, debido al tamaño de sus esporas y su gran desarrollo micelial, están más asociados a sitios conservados y a las últimas etapas sucesionales (Allen *et al.*, 2003), por lo que se puede afirmar que los sitios donde se encontraron están poco perturbados a pesar de haber ocurrido un cambio de uso de suelo.

Algo importante que hay que señalar al respecto de estas tres especies es que además de solo encontrarse en pocos sitios, lo hicieron con muy pocas esporas concentradas en la temporada de secas, todo ello puede apuntar a que son especies raras, aunque también puede ser que se encuentren en las raíces y sea difícil que produzcan esporas (Clapp *et al.*, 1995) por el costo energético que ello implica.

Dominikia minuta y *Glomus insculptum* constituyen nuevos registros para México, estas especies se reportaron por primera vez en dunas de arena (Blaszkowski *et al.*, 2000; Blaszkowski *et al.*, 2004). *Ambispora gerdemannii*, sólo conocida de matorral xerófilo en México (Montaño-Arias *et al.*, 2012), se encontró en todos los sitios de estudio en ambas temporadas, lo que indica que puede comportarse como generalista dentro de un intervalo de condiciones de alta humedad. No obstante, su carácter dimórfico dificulta su registro a través de sus características morfológicas, ya que sus esporas de tipo glomoide pueden confundirse con las de otras especies (Spain *et al.*, 2006) y, por lo tanto, encubrir su distribución en otros ambientes.

Glomus sp. 1 fue la morfoespecie más abundante tanto en secas como en lluvias y en todas las etapas de regeneración, lo que puede indicar que es una especie generalista y que la estacionalidad no es un factor que influya sus patrones de esporulación.

En conclusión, la selva Lacandona es el segundo sitio más rico en especies de HMA en México reportado hasta la fecha; alberga especies poco conocidas a nivel mundial y especies posiblemente nuevas para la ciencia. En la selva Lacandona, confirmando nuestra primera hipótesis, la estacionalidad afecta la riqueza de especies, la abundancia de esporas y la composición de especies; por otro lado, debido al cambio de uso del suelo y en estadios sucesionales tempranos, se observó menor abundan-

cia de esporas, riqueza y diversidad de especies de HMA, confirmando sólo parcialmente nuestra segunda hipótesis.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue realizado gracias al Proyecto “Grupos funcionales de hongos micorrizógenos arbusculares y restauración de ecosistemas tropicales”, y al apoyo de Pemex y la Alianza Fundación Carlos Slim–World Wildlife Found a Natura y Ecosistemas Mexicanos A.C. Contó con apoyo por parte del proyecto PAPIIT-UNAM IN213409-3 (Análisis de la respuesta funcional de los hongos micorrizógenos arbusculares a los cambios ambientales en una selva húmeda: una aproximación a los efectos del cambio climático) y el proyecto PAPIME PE208412 (Biodiversidad microbiana de México) otorgó una beca a Lilian Hernández para realizar su tesis de Licenciatura en Biología.

LITERATURA CITADA

- Alguacil, M., E. Lumini, A. Roldán, J. Salinas-García, P. Bonfante, V. Bianciotto, 2008. The impact of tillage practices on arbuscular mycorrhizal fungal diversity in subtropical crops. *Ecological Applications* 18: 527-536.
- Allen, E.B., M.F. Allen, L. Egerton-Warburton, L. Corkidi, A. Gómez-Pompa, 2003. Impacts of early-and late-seral mycorrhizae during restoration in seasonal tropical forest, México. *Ecological Applications* 13: 1701-1717.
- Álvarez-Sánchez, J., I. Sánchez-Gallen, L. Hernández-Oro, L. Hernández Cuevas, P. Meli, En prensa. Riqueza de la comunidad de los hongos micorrizógenos arbusculares en la selva Lacandona y su relación con la hipótesis del pasajero. In: Arenas, L. (ed.), *Microbiología Ambiental en México, el Aire, el Agua y el Suelo. Diagnóstico, tendencias en investigación y áreas de oportunidad*. UNAM. Ciudad de México. Pp. 88-99.
- Augé, R.M., 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11: 3-42.
- Bagyaraj, B.D., 1991. Ecology of vesicular-arbuscular mycorrhizae. In: Arora, D. K., B. Rai, K.G. Mukerji, G.R. Knudsen (eds.), *Handbook of applied Mycology 1: Soil and Plants* Marcel Dekker, New York. Pp. 3-34.
- Blaszkowski, J., M. Tadych, M. Madej, 2000. *Glomus minutum*, a new species in Glomales (Zygomycetes) from Poland. *Mycotaxon* 76: 187-195.
- Blaszkowski, J., I. Adamska, B. Czerniawska, 2004. *Glomus insculptum*, a new arbuscular mycorrhizal species from Poland. *Mycotaxon* 89: 225-234.
- Boddington, C.L. J.C. Dood, 2000. The effect of agricultural practices on the development of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. *Field studies in an Indonesian Ultisol*. *Plant and Soil* 218: 137-144.
- Bonfante, P., R. Ballestrini, K. Mendgen, 1994. Storage and secretion process in the spore *Gigaspora margarita* Becker & Hall as revealed by high-pressure freezing and freeze-substitution. *New Phytologist* 128: 93-101.
- Borowics, V.A., 2001. Do arbuscular mycorrhizal fungi alter plant-pathogen relations? *Ecology* 82: 3057-68.

- Brundrett, M., N. Bougher, B. Dell, T. Grove, N. Malajczuk, 1996. Working with mycorrhizas in forestry and agriculture. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra.
- Brundrett, M.C., 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant and Soil* 320: 37-77.
- Carabias, J., V. Towns, A. Molina, E. Martínez, P. Meli, L. Ruiz, S. Morató, 2015. La vegetación de la selva. In: Carabias, J., J. de la Maza, R. Cadena (eds.), *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. Natura y Ecosistemas Mexicanos*, A.C., Ciudad de México. Pp. 97-114.
- Chaudhary, V., M. Lau, N. Johnson, 2008. Macroecology of microbes-biogeography of the Glomeromycota. In: Varma, A. (ed.), *Mycorrhiza*. Springer-Verlag, Berlin. Pp. 529-565.
- Chimal-Sánchez, E., N.M. Montaña, S.L. Camargo-Ricalde, R. García-Sánchez, L.V. Hernández-Cuevas, 2016. Nuevos registros de hongos micorrizógenos arbusculares para México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 242-247.
- Clapp, J., J. Young, J. Merryweather, A. Fitter, 1995. Diversity of fungal symbionts in arbuscular mycorrhizas from a natural community. *New Phytologist* 130: 259-265.
- CONABIO, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 2009. *Capital Natural de México*. Sarukhán, J., P. Koleff, J. Carabias, J. Soberón, R. Dirzo, J. Llorente-Bousquets, G. Halfter, R. González, I. March, A. Mohar, S. Anta, J. de la Maza (eds.), *Síntesis. Conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad*. CONABIO, Ciudad de México.
- Davidson, J., M. Moora, M. Öpik, A. Adholeya, *et al.*, 2015. Global assessment of arbuscular mycorrhizal fungus diversity reveals very low endemism. *Science* 349: 970-973
- de Souza, T.A.F., H. Freitas, 2017. Arbuscular mycorrhizal fungal community assembly in the Brazilian tropical seasonal dry forest. *Ecological Processes* 6: 1-10.
- Fitzsimons, M.S., R.M. Miller, J.D. Jastrow, 2008. Scale-dependent niche axes of arbuscular mycorrhizal fungi. *Oecologia* 158: 117-127.
- García, E., 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. México. Instituto de Geografía, UNAM, Ciudad de México.
- Gazey, C., L.K. Abbott, A.D. Robson, 1993. VA mycorrhizal spores from three species of *Acaulospora*: germination, longevity and hyphal growth. *Mycological Research* 97: 785-790.
- Guadarrama, P., J. Álvarez-Sánchez, 1999. Abundance of arbuscular mycorrhizal fungi spores in different environments in a tropical rain forest, Veracruz, México. *Mycorrhiza* 8: 267-270.
- Hart, M.M., R.J. Reader, 2004. Do arbuscular mycorrhizal fungi recover from soil disturbance differently? *Tropical Ecology* 45: 97-111.
- Hernández-Cuevas, L., S. Castillo-Argüero, P. Guadarrama, Y. Martínez-Orea, M. Romero, I. Sánchez-Gallen, 2003. Hongos micorrizógenos arbusculares del Pedregal de San Ángel. Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México.
- Hildebrandt, U., M. Regvar, H. Bothe, 2007. Arbuscular mycorrhiza and heavy metal tolerance. *Phytochemistry* 68: 139-146.
- Janos, D., 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica* 12: 56-64.
- Johnson, N.C., D.R. Zak, D. Tilman, F.L. Pfleger, 1991. Dynamics of vesicular-arbuscular mycorrhizae during old field succession. *Oecologia* 86: 349-358.
- Kardol, P., T.M. Bezemer, W.H. van der Putten, 2006. Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters* 9: 1080-1088.
- Kivlin, S.N., C.V. Hawkes, K.K. Tresseder, 2012. Global diversity and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 2294-2303.
- Klironomos, J. N., J. McCune, M. Hart, J. Neville, 2000. The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecology Letters* 3: 137-41.
- Juge, C., J. Samson, C. Bastien, H. Vierheilig, A. Coughlan, A., Y. Piché, 2001. Breaking dormancy in spores of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus intraradices*: a critical cold-storage period. *Mycorrhiza* 12: 37-42.
- Landis, F. C., A. Gargas, A., T.J. Givnish, 2004. Relationships among arbuscular mycorrhizal fungi, vascular plants and environmental conditions in oak savannas. *New Phytologist* 164: 493-504.
- Lovelock, C.E., K. Anderson, J.B. Morton, 2003. Arbuscular mycorrhizal communities in tropical forests are affected by host tree species and environment. *Oecologia* 135: 268-279.
- Maia, L., A.M. Yano-Melo, 2001. Germination and germ tube growth of the arbuscular mycorrhizal fungi *Gigaspora albida* in different substrates. *Brazilian Journal of Microbiology* 32: 281-285.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Science Ltd., Malden, Massachusetts.
- Mangan, S.A., A.H. Eom, G.H. Adler, J.B. Yavitt, E.A. Herre, 2004. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi across a fragmented forest in Panama: insular spore communities differ from mainland communities. *Oecologia* 141: 687-700.
- Meli P., J.M. Rey-Benayas, M. Martínez-Ramos, J. Carabias, 2015. Effects of grass clearing and soil tilling on establishment of planted tree seedlings in tropical riparian pastures. *New Forest* 46: 507-525.
- Montaña-Arias, M., A. Alarcón, S.L. Camargo-Ricalde, L. Hernández-Cuevas, J. Álvarez-Sánchez, C. González-Chávez, M. Gavito, I. Sánchez-Gallen, J. Ramos-Zapata, P. Guadarrama, I. Maldonado-Mendoza, S. Castillo, R. García-Sánchez, D. Trejo, R. Ferrera-Cerrato, 2012. The research on arbuscular mycorrhiza in Mexico: An historical synthesis and future perspectives. *Symbiosis* 57: 111-126.
- Montesinos-Navarro, A., J.G. Segarra-Moragues, A. Valiente-Banuet, M. Verdú, 2012. The network structure of plant-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 194: 536-547.
- Owen, S.M., C.H. Sieg, C.A. Gehring, M.A. Bowker, 2009. Above and belowground responses to tree thinning depend on the treatment of tree debris. *Forest Ecology and Management* 259: 71-80.
- Picone, C., 2000. Diversity and abundance of arbuscular mycorrhizal fungus spores in tropical forest and pasture. *Biotropica* 32: 734-750.
- Ragupathy, S., A. Mahadevan, 1993. Distribution of vesicular arbuscular mycorrhizae in the plants and rhizosphere soils of the tropical plains, Tamil Nadu, India. *Mycorrhiza* 3: 123-136.
- Ramírez, M., J. Álvarez-Sánchez, P. Guadarrama, I. Sánchez-Gallen, 1997. Estudio de hongos micorrizógenos arbusculares bajo árboles remanentes en un pastizal tropical. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 61:15-20.
- Read, D., 1994. Plant-microbe mutualisms and community structure. In: Schulze, E.D., H.A. Mooney (eds.), *Biodiversity and ecosystem function*. Springer, Berlin. Pp. 181-209.
- Redecker, D., A. Schüßler, H. Stockinger, S. Stürmer, J. Morton, C. Walker, 2013. An evidence-based consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *Mycorrhiza* 23: 515-531.
- Sanders, A., 2003. Preference, specificity and cheating in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Trends in Plant Science* 8: 143-145.
- Schüßler, A., D. Schwarzott, C. Walker, 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105: 1413-1421.
- Schüßler, A., C. Walker, 2010. The Glomeromycota. A species list with new families and new genera. Gloucester.
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura-Wamholtz, A. Rodríguez-Velázquez, S. Sánchez-Beltrán, 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul, southeast Mexico.



- International Soil Science Society (ISSS-AISSIBG) and Institute of Soil Research/University of Agriculture and Resources Soil degradation and Conservation. Vol. II, International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems, Samariada. Pp. 295-301.
- Silva, L.X., M.V.B. Figueiredo, G.A. Silva, B.T. Goto, J.P. Oliveira, H.A. Burity, 2007. Fungos micorrízicos arbusculares em áreas de plantio de leucena e sabia no Estado de Pernambuco. *Revista Árvore* 31: 427-435.
- Smith, S.E., D.J. Read, 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, San Diego.
- Spain, J.L., E. Sieverding, F. Oehl, 2006. *Appendicispora*: a new genus in the arbuscular mycorrhiza-forming Glomeromycetes, with a discussion of the genus *Archaeospora*. *Mycotaxon* 97: 163-182.
- Stürmer, S., J. Siqueira, 2010. Species richness and spore abundance of arbuscular mycorrhizal fungi across distinct land uses in Western Brazilian Amazon. *Mycorrhiza* 21: 255-267.
- StatSoft, Inc., 2007. Statistica (data analysis software system), version 8. www.statsoft.com.
- Souza, R., L. Maia, M. Sales, S. Trufem, 2003. Diversidad e potencial de infectividade de fungos micorrízicos arbusculares em área de caatinga, na Regia de Xingó, Estado de Alagoas, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 26: 46-60.
- Tian, C.Y., G. Feng, X.L. Li, F.S. Zhang, 2004. Different effects of arbuscular mycorrhizal fungal isolates from saline or non-saline soil on salinity tolerance of plants. *Applied Soil Ecology* 26: 143-148.
- U.S. Department of Agriculture, 1975. Munsell soil color charts. Kollmorgen, Maryland.
- van der Heijden M.G.A., J.N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken, I.R. Sanders, 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- van der Heijden, M.G., I.R. Sanders, 2002. *Mycorrhizal ecology*. Springer-Verlag. Berlín, Alemania.
- Varela, L., D. Trejo, J. Álvarez-Sánchez, I. Barois, E. Amora-Lazcano, P. Guadarrama, L. Lara, D. Olivera, I. Sánchez-Gallen, W. Sangabriel, R. Zulueta, 2009. Land use and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in Mexican tropical ecosystems: preliminary results. In: Barois, I., E.J. Huising, P. Okoth, D. Trejo, M. de los Santos (eds.), *Below-Ground Biodiversity in Sierra Santa Marta*, Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa. pp. 99-112.
- Veresoglou, S.D., M. Wulf, M.C. Rillig, 2017. Facilitation between woody and herbaceous plants that associate with arbuscular mycorrhizal fungi in temperate European forests. *Ecology and Evolution* 7: 1181-1189.
- Violi, H.A., A.F. Barrientos-Priego, S.G. Wright, E. Escamilla-Prado, J.B. Morton, J.A. Menge, C.J. Lovatt, 2008. Disturbance changes arbuscular mycorrhizal fungal phenology and soil glomalin concentrations but not fungal spore composition in montane rainforest in Veracruz and Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 254: 276-290.
- Zhao, Z.W., G.H. Wang, L. Yang, 2003. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a tropical rainforest of Xishuangbanna, southwest China. *Fungal Diversity* 13: 233-242.
- Zangaro, W., F.R. Nishidate, J. Vandresen, G. Andrade, M. Nogueira, 2007. Root Mycorrhizal colonization and plant responsiveness are related to root plasticity, soil fertility and successional status of native woody species in southern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 23: 53-62.